

Die optische Richtungsorientierung der Roten Waldameise (*Formica rufa* L.)

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität

zu München

vorgelegt von

Rudolf Jander

aus Karlsruhe

Januar 1957

Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. K. v. FRISCH
Tag der mündlichen Prüfung: 20. Februar 1957

Sonderdruck aus
„Zeitschrift für vergleichende Physiologie“
Bd. 40, Seite 162—238 (1957)
Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

DIE OPTISCHE RICHTUNGSORIENTIERUNG DER ROTEN
WALDAMEISE (FORMICA RUFA L.)

Von

RUDOLF JANDER

Mit 51 Textabbildungen

(Eingegangen am 14. April 1957)



Inhalt

	Seite
Einleitung	162
A. Methode	163
B. Die Objekte der optischen Orientierung	167
I. Die Orientierung nach künstlichen und natürlichen Lichtquellen.	168
II. Die Orientierung nach künstlichem und natürlichem polarisiertem Licht	175
III. Die Orientierung nach großen Gegenständen.	178
C. Die Grundorientierung.	179
I. Die verschiedenen Formen der Grundorientierung	180
II. Zur Physiologie der phototaktischen Fixierbewegung	184
1. Der Drehsinn der Reaktion. S. 185. — 2. Die Stärke der Drehreaktion. S. 185. — 3. Der Fixier- und der Koordinationsmechanismus. S. 193.	
D. Die Vorgänge beim Übergang von der Grundorientierung zur menotaktischen Hin- und Rückorientierung.	195
I. Die Ausgangsbasis für die menotaktische Hin- und Rückorientierung	196
II. Die Anfangsfehler der menotaktischen Hin- und Rückorientierung	197
III. Die Bedeutung von Hin- und Rückweg für den Lernvorgang.	199
IV. Die Determination der menotaktischen Fixierstelle	203
E. Die Kompensationstheorie der Menotaxis	210
I. Voraussetzungen	213
II. Schlußfolgerungen und Experimente	214
F. Das Gedächtnis und seine Eigenschaften	223
I. Die Beziehung zwischen Gedächtnis und Fixiermechanismus	223
II. Dauer und Umfang der Gedächtnisleistungen	225
III. Gekoppelte und unabhängige Richtungsengramme	227
IV. Die Fähigkeit, die Wanderung der Sonne einzuberechnen.	230
Zusammenfassung	234
Literatur	235

Einleitung

Die Orientierungsleistungen der Ameisen waren schon oft Gegenstand wissenschaftlicher Arbeiten. Das umfangreiche Tatsachenmaterial stellte BRUN (1914) zusammenfassend dar. Von einigen wenigen Veröffentlichungen abgesehen (z. B. VOWLES 1954), sind unsere Kenntnisse seit dieser Zusammenfassung nicht wesentlich vermehrt worden.

Zu zahlreichen neuen Fragestellungen und wichtigen Anregungen führten vor allem Untersuchungen von v. FRISCH über die optische Orientierung der Honigbiene (*Apis mellifica* L.) (v. FRISCH 1946, 1948, 1949, 1950, 1951, 1952; v. FRISCH und LINDAUER 1954). Von den hier aufgedeckten Tatsachen ausgehend, soll geprüft werden, ob bei Ameisen ähnliche oder gleiche Orientierungsleistungen nachzuweisen sind. Für den speziellen Literaturanschluß muß auf die Unterabschnitte verwiesen werden.

Aus den einheimischen Ameisenarten wählte ich die Rote Waldameise *Formica rufa* L., weil sie ein für Ameisen verhältnismäßig gut



Abb. 1. Links Kopf einer Waldameise (*Formica rufa* L., Arbeiterin) und rechts einer Honigbiene (*Apis mellifica* L., Arbeiterin) im natürlichen Größenverhältnis

entwickeltes Auge besitzt. Ein Komplexauge besteht bei ihr aus rund 600 Ommatidien (nach WEISMANN zit. bei STITZ 1939). Im Vergleich zu dem weit größeren Bienenauge mit seinen 4000—5000 Ommatidien (BUTTEL-REEPEN 1915) hat das Auge der Roten Waldameise aber immer noch ein sicher weit schlechteres Auflösungsvermögen (Abb. 1).

Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. von FRISCH, danke ich für die Überlassung des Themas sowie für wertvolle Unterstützung, Anregung und Kritik bei der Durchführung der Arbeit.

A. Methode

Die Versuchseinrichtung ist einfach. Die „Arena“ (Abb. 2) besteht aus einer runden Sperrholzplatte von 60 cm Durchmesser. Rundherum ist ein Pappstreifen aufgenagelt, der innen mit einer Zelluloidschicht bedeckt ist. Diese Schicht wird mit Öl bestrichen, wodurch das Entkommen der Ameisen hinreichend verhindert wird. Durch den Rand hindurch führt ein kurzes Rohr nach außen in das Gipsnest. Die Platte ist innerhalb des Randes von einer Sandschicht bedeckt. Bei allen Versuchen ruht die Arena auf einem drehbaren Stativ (Abb. 4) in 110 cm Höhe über dem Boden.

Das Gipsnest (Abb. 3) ersetzt die natürliche Wohnung der Ameisen. Ein Hohlblock aus Gips trägt oben eingelassen eine Glasplatte, die Einblick ins Innere gestattet. Durch eine seitliche Bohrung können die Ameisen aus- und eingehen. Um die für das Wohlbefinden der Ameisen notwendige Feuchtigkeit zu erhalten, wird eine Vertiefung im seitlichen Rand je nach Bedarf mit Wasser gefüllt. Eine Öffnung

im Boden des Gipsblockes ist durch einen Gummistöpsel verschlossen (Kork wird durchgenagt). Durch diese Öffnung kann der gesamte Inhalt (Ameisen und Brut) leicht und schnell herausgeschüttelt werden.

Radiärsymmetrische Beleuchtung ist die Voraussetzung für eindeutige Versuche mit künstlichen Orientierungsmarken im Raum. Die Lichtverteilung innerhalb eines achteckigen Schirmes erfüllt diese Bedingung (Abb. 4). Acht Hartfaserplatten sind in einem Rahmen befestigt. Die Innenseiten sind weiß austapeziert. Oben ist der Rahmen von Transparentpapier überspannt. Darüber hängt eine Glühfadenbirne mit einer Leistung von 200 W. Die dadurch innerhalb des Schirmes erzeugte Beleuchtungsstärke beträgt im Durchschnitt etwa 100 Lux.

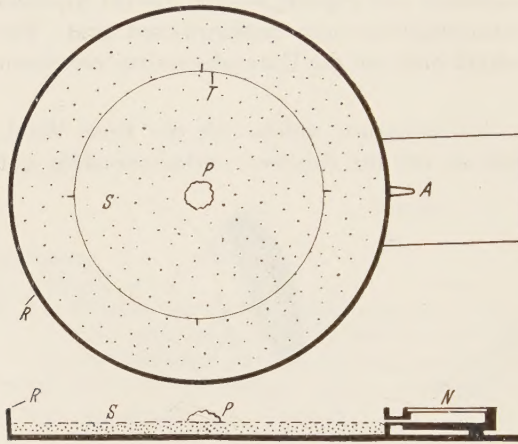


Abb. 2. Die Arena in Aufsicht und im Schnitt. A Auflage für das Gipsnest; N Gipsnest; R Rand, der 2,5 cm über den Sand ragt; S Sandschicht (2 cm hoch); T Teilkreis auf einer über die Arena gelegten Glasplatte; P Puppen der Ameisen in der Arenamitte

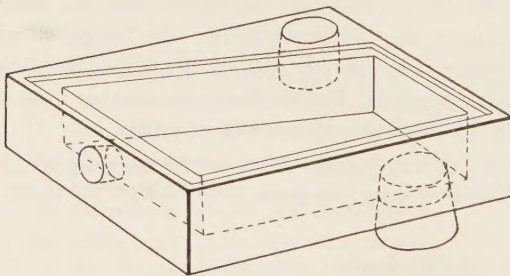


Abb. 3. Bau der verwendeten Gipsnester. Beschreibung im Text

Zur Prüfung der Orientierung nach Himmelsmarken unter Ausschaltung anderer Orientierungsmöglichkeiten wird die Arena samt Drehgestell auf dem Institutsdach aufgestellt. Die Sicht auf die höchsten Turmspitzen (7° über dem Horizont) wird durch den auf 7 cm erhöhten Arenarand genommen.

Bei den höheren Orientierungsleistungen spielen Lernvorgänge eine große Rolle. Jedes diesbezügliche Experiment beginnt deshalb mit einer Dressur. Das Ziel der Dressur ist erreicht, wenn die Ameisen die Arenamitte nicht mehr in einer

beliebigen Richtung, sondern in einem bestimmten Winkel in bezug auf die zu prüfende Orientierungsmarke verlassen. In ersterem Fall wird der Lauf der Ameisen als desorientiert und im zweiten Fall als orientiert bezeichnet.

Mehrere Dressurmethode stehen zur Verfügung: Am besten bewährte sich das Eintragenlassen von Puppen¹. Diese liegen bei den Versuchen in der Mitte der Arena und werden von den Ameisen eifrigst in das verdunkelte Gipsnest gebracht (Lagebeziehungen in Abb. 2). Es ist möglich, die Dressur nahezu beliebig oft zu wiederholen, da der Gipsnestinhalt immer wieder über der Arenamitte ausgeschüttelt werden kann. Diese Dressurmethode wurde in den meisten Fällen

¹ Schon von LUBBOCK 1883 verwendet.

angewandt, wurden andere Methoden benutzt, dann wird darauf besonders hingewiesen.

Das Anbieten von Futter (Zuckerwasser) bewährte sich nicht sehr, da die Waldameisen keine Vorräte anlegen. Sind ihre Mägen gefüllt, dann erscheinen sie für lange Zeit nicht mehr am Futterplatz.

In Zeiten, in denen keine Brut zur Verfügung stand, bewährte sich die Methode der Fluchtdressur. Der Aufenthalt auf dem heißen von der Sonne beschienenen Arenasand ist den Waldameisen sehr unangenehm. Sie fliehen in das feuchtkühle Nest. Mehrmals wieder in die Arenamitte zurückgebracht lernt es der größte Teil der Tiere mit Hilfe von Orientierungsmarken direkt in Nestrichtung zu fliehen.

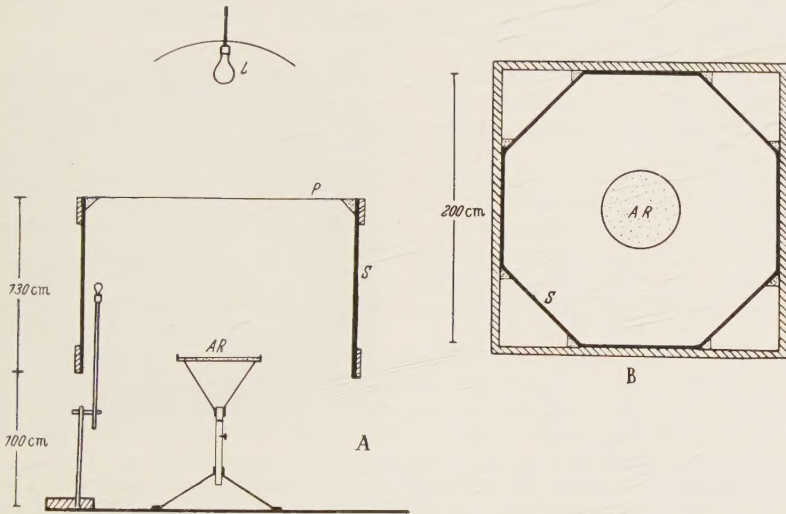


Abb. 4 A u. B. Der achteckige Schirm zur radiärsymmetrischen Beleuchtung der Arena (AR). A im Schnitt, B in Aufsicht. L Deckenbeleuchtung; P Transparentpapier als Decke; S Seitenwände aus Hartfaserplatten. Als Orientierungsmarkierung ist eine Glühlampe eingezeichnet, die auf einem Stab befestigt ist

An die Dressur schließt sich der wichtigste Teil des Experimentes an: Die zu prüfenden Versuchsbedingungen werden hergestellt und die Richtungswinkel (α) der Läufe werden registriert. Meist wurde nur der Rückweg berücksichtigt, in Ausnahmefällen wird besonders darauf hingewiesen.

Zum Zweck der Registrierung wird eine Glasplatte über die Arena gelegt. Ein Teilkreis auf dieser Platte mit einem Radius von 20 cm liegt konzentrisch über dem Puppenhaufen (Abb. 2). Mit einem Fettstift wird jeweils die Stelle markiert, an der die Ameise von der Mitte kommend den Teilkreis quert. Sollten mehr Ameisen den Teilkreis queren, als gleichzeitig zu erfassen sind, dann muß der Beobachter, um eine subjektive Auswahl zu verhindern, Einzeltiere in der Arena vor der Richtungswahl ins Auge fassen und bis zum Teilkreis einzeln verfolgen. Nach dem Versuch werden die Markierungsstriche innerhalb eines Bereiches von je fünf Winkelgraden ausgezählt und aufgeschrieben.

Das Ergebnis einer Fluchtdressur ist auf diese Weise nur schwer festzuhalten, weil die in der Arenamitte ausgesetzten Ameisen innerhalb sehr kurzer Zeit davonlaufen. Hier hilft die *Trichterarena* (Abb. 5). In dieser Arena befinden sich rundherum im Abstand von 20° Sandtrichter. Keilförmig gebogene Blechstreifen führen

die nach außen strebenden Ameisen in diese Sandtrichter. Von hinabstürzenden Sandkörnern mitgerissen fallen die Ameisen in Glaskölbchen. Der Hals dieser Kölbchen ist auf der Innenseite mit Talkumpulver bestrichen, so daß ein Ent-

weichen aus den Kölbchen unmöglich ist. Nach Versuchsende wird der Inhalt dieser Kölbchen ausgezählt.

Die registrierten Daten können systematische Fehler und Streufehler enthalten.

Systematische Fehler sind Ablenkungen der Ameisen nach einer Seite. Sie

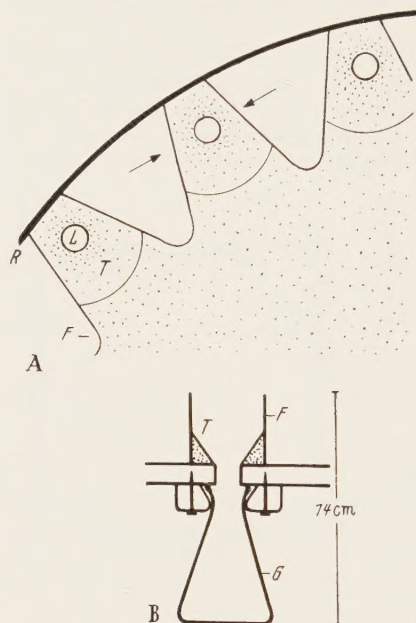


Abb. 5 A—C. Die Konstruktion der Trichterarena. A Ausschnitt aus dem Randbereich von oben gesehen. B Querschnitt in der Richtung der Pfeile in A. C Blick auf die ganze Arena. *G* Glaskölbchen, in welches die Ameisen durch ein Loch *L* hineinfallen; *F* keilförmig gebogene Blechstreifen, welche die Ameisen in die Trichter führen; *T* Trichter im Sand der Arena; *R* Arenarand, der der Grundplatte seitlich aufgenagelt ist

werden durch Versuchsbedingungen verursacht, die mit der speziellen Fragestellung nichts zu tun haben.

Am einfachsten werden Duftspuren zerstört. Man braucht nur den Sand der Arena gründlich zu mischen. Durch Drehen der Arena um 90° oder 180° wird an Hand der Ablenkung der Ameisen von der bisherigen Laufrichtung geprüft, ob innerhalb der Arena noch irgendwelche Orientierungshilfsmittel zur Verfügung stehen. Nach Zerstören der Duftspur war dies niemals mehr der Fall.

Die übrigen Ursachen systematischer Fehler lassen sich nicht so unmittelbar ausschalten. Sie werden am zweckmäßigsten nach einem bestimmten Versuchsplan in Streufehler überführt und dann mit den übrigen Streufehlern weiter behandelt. Mit anderen Worten, es muß dafür gesorgt werden, daß die Ursachen dieser Fehler innerhalb des Versuches oder der Versuchsreihe radiärsymmetrisch zu liegen kommen.

Ein wichtiger systematischer Fehler kann durch das Bild des Beobachters verursacht werden. Nicht dressiert haben die Ameisen die Neigung, auf dunklere Gegenstände der Umgebung zuzulaufen. Während der Dressur können sie sich ihre relative Lage zum Beobachter merken. Ich habe es deshalb nach Möglichkeit vermieden, während der Dressur anwesend zu sein. War meine Gegenwart notwendig, dann stand ich immer gleich oft rechts, links, vor und hinter den laufenden

Ameisen. War ich während der Dressur nicht anwesend und wurden die einzelnen registrierten Ameisen im weiteren Verlauf des Versuches nicht verwendet, dann konnte ich mich während des Registrierens ohne weiteres hinter den Ameisen aufhalten. Die Dressur war damit der spontanen Tendenz entgegengesetzt und eine Richtungsabweichung durch mich kam nicht vor.

Oft verursachten phototaktische Tendenzen einseitige Abweichungen verschiedener Stärke. Systematisches Variieren der Dressurrichtungen von Versuch zu Versuch war die beste Möglichkeit, das Einschleichen solcher Fehler zu verhindern.

Streufehler sind die meist symmetrischen Abweichungen zu beiden Seiten des Mittelwertes, der durch sie nicht einseitig verschoben wird. Streufehler experimentell auszuschließen ist unmöglich, sie können höchstens verkleinert werden. Die beiden Hauptursachen der Streufehler sind der variable Abmarschort auf dem Puppenhaufen und die starke Neigung der Ameisen, nicht gradlinig zu laufen, sondern um eine mittlere Richtung hin- und herzu pendeln. Bei starker Erregung, wie es vor allem bei der Fluchtdressur der Fall ist, können in den Lauf sogar verschlungene Suchschleifen eingeschaltet werden.

In bestimmten Fällen kann der Abmarschort der Ameisen durch Glasstreifen verkleinert werden (Abb. 29). Nämlich dann, wenn im Versuch nur mit geringen Richtungsabweichungen zu rechnen ist. Um die Streufehler durch das Pendeln der Ameisen zu verkleinern, könnte der Durchmesser der Arena und des Testradius vergrößert werden. Die Vorteile einer solchen Vergrößerung wiegen jedoch die Nachteile nicht auf (höhere Kosten, schwierigere Handhabung, längere Dressurzeiten).

Die weitere Verarbeitung der Daten nach dem Registrieren ist rechnerischer Art. Der Winkel zwischen der Laufrichtung der Ameisen und der Richtung zur Orientierungsmarke oder einer anderen Bezugsrichtung heißt Richtungswinkel und wird mit α bezeichnet. $\bar{\alpha}$ ist der Mittelwert mehrerer Richtungswinkel α .

Wichtig ist die genaue Bestimmung der nicht ausschaltbaren Streufehler der einzelnen Richtungswinkel α . Das mittlere Maß für diesen Streufehler wird σ genannt und nach der üblichen Methode (GEBELEIN und HERTE 1950) berechnet.

Durch die Bildung des Mittelwertes heben sich die experimentell nicht ausschließbaren Streufehler weitgehend gegenseitig auf. Trotzdem bleibt dem Mittelwert in jedem Fall ein Restfehler $\sigma_M = \sigma/\sqrt{n}$ (n = Anzahl der gemittelten Werte).

Da für die Beurteilung eines Mittelwertes sein Fehler von entscheidender Bedeutung ist, wird jedem $\alpha \pm \sigma_M$ hinzugefügt.

Wenn notwendig, dann wird der Unterschied zwischen einem Mittelwert und einem Erwartungswert oder der Unterschied zwischen zwei Mittelwerten noch statistisch getestet (t -Test).

Die normale Mittelwertberechnung kann nicht durchgeführt werden, wenn die Streuung so groß ist, daß die Ameisen in allen Richtungen laufen (Abb. 50). In diesen Fällen wird die Vorzugsrichtung ermittelt, indem von je zwei gegenüberliegenden Klassen die Werte der kleineren von denen der größeren abgezogen werden. Dann können die Restwerte nach der üblichen Methode gemittelt werden.

Zur anschaulichen Darstellung der Versuchsergebnisse wird durch gruppierte Punkte in Runddiagramm die Verteilung der einzelnen Laufrichtungen angegeben (z. B. Abb. 6). Die Kreismitte entspricht dem Abmarschort der Ameisen. Ein dünner Pfeil gibt die mittlere Laufrichtung aller Ameisen einer Stichprobe an.

B. Die Objekte der optischen Orientierung

Es ist bekannt, daß Ameisen sich nach Lichtquellen orientieren können (LUBBOCK 1883, SANTSCHI 1911, 1913 a 1913 c 1923, BRUN 1914)

ferner nach großen Gegenständen (SANTSCHI 1911, 1913 b, 1913 c, 1923, VOWLES 1954, CATHY 1951) und mit Hilfe der Schwingungsrichtung von linear polarisiertem Licht (SCHIFFERER zit. v. FRISCH 1950, VOWLES 1950, CATHY 1951).

Speziell von *Formica*-Arten wissen wir noch nicht viel darüber, wonach sie sich optisch orientieren. Freilandbeobachtungen von WASMANN (1901) und BRUN (1914) sprechen dafür, daß die Orientierung nach Landmarken große Bedeutung hat.

I. Die Orientierung nach künstlichen und natürlichen Lichtquellen

Steht der Ameise als einziges Orientierungshilfsmittel eine künstliche Lichtquelle¹ zur Verfügung, dann wird diese immer benützt. Der Nachweis gelingt leicht durch Versetzen dieser Marke. Eine Schar dressierter Ameisen weicht dann im Mittel um einen entsprechenden Winkel von der bisherigen Laufrichtung ab. Sehr oft habe ich die künstliche Lichtquelle um 180° versetzt. Die puppeneintragenden Ameisen kehrten dann immer sofort um. In Tausenden von Einzelfällen, die während der Arbeit zur Beobachtung kamen, war keine einzige Ausnahme festgestellt worden.

SANTSCHI (1911, 1913 a) konnte mit dem nach ihm benannten Spiegelversuch die Sonnenorientierung einiger Ameisenarten (*Messor barbarus* u. a.) nachweisen. Bei *Formica rufa* gelingt dieser Versuch nicht ohne weiteres. Die gut optisch orientierten Arbeiterinnen in der Arena unter dem wolkenfreien Himmel waren durch Abdecken und Spiegeln der Sonne nur in Ausnahmefällen zur Richtungsumkehr zu bewegen. Bei den ersten Versuchen konnten die Ameisen noch Häuser und Bäume sehen, doch war das Ergebnis auf dem Dach bei reiner Himmelsorientierung das gleiche. Als Beispiel sind in den beiden Diagrammen 6 A und B zwei Stichproben von Laufrichtungen vor und nach dem Spiegeln der Sonne wiedergegeben. Die Ameisen dieses Versuches konnten keine Geländemarken sehen, trotzdem reagierte nur eines von 62 Tieren nach Spiegeln der Sonne mit Richtungsumkehr. In zwei weiteren Versuchen an anderen Tagen und mit anderen Laufrichtungen in bezug auf die Sonne ($\alpha = 0$ und 90°) wechselte keines von 45 und vier von 61 Tieren die Laufrichtung.

Myrmica ruginodis NYL. und *Tetramorium caespitum* L. reagierten im Gegensatz zu *Formica rufa* L. bei unbewölktem Himmel auf dem Dach immer auf Spiegeln der Sonne mit einer prompten Richtungsumkehr. Unter je 200 Einzelfällen war keine Ausnahme. Das Ergebnis einer Versuchsreihe mit *Myrmica* ist in Abb. 6 C und D als Beispiel wiedergegeben.

¹ Glühfadenbirnen von 15, 40, 100 oder 200 W.

Da die Ameisen sich durchaus nach Lichtquellen orientieren können, darf aus dem Mißlingen des Spiegelversuches mit *Formica rufa* geschlossen werden, daß ein anderes Orientierungsmittel der Sonne vorgezogen wird. Nach den bisherigen Erfahrungen kommt dafür nur das

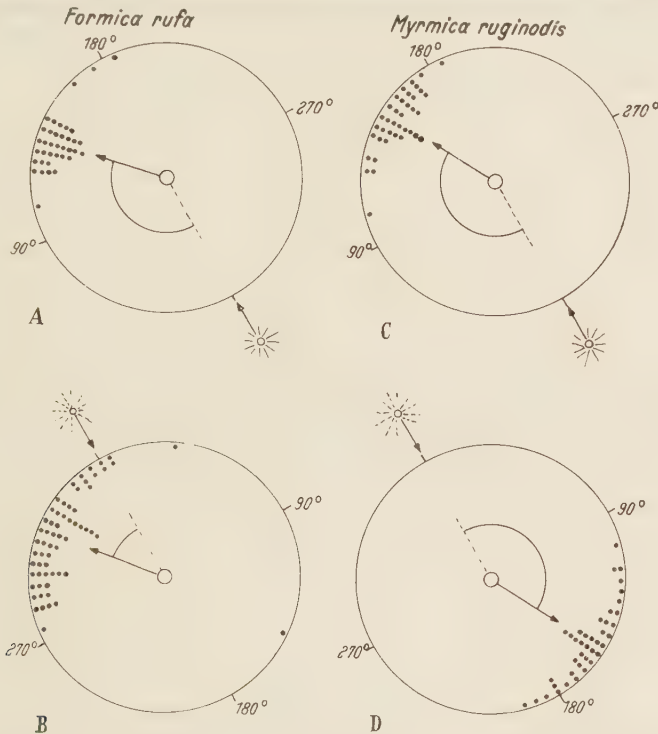


Abb. 6 A—D. Spiegelversuch nach SANTSCHI. Eine Schar Ameisen läuft orientiert bei wolkenlosem Himmel (A, C). Die Sonne wird abgedeckt und von der Gegenseite gespiegelt (B, D). *Formica rufa* behält fast ausnahmslos die Laufrichtung bei (B), *Myrmica ruginodis* dagegen kehrt ausnahmslos um (D). In diesen wie allen folgenden Diagrammen gibt jeder Punkt die Laufrichtung einer Ameise an. Eine Punktschar ist jeweils das Ergebnis eines Versuches

polarisierte blaue Himmelslicht in Frage. Der Beweis kann durch Ausschalten erbracht werden.

Wird durch eine Wolkendecke das Himmelslicht weitgehend oder vollständig depolarisiert, dann gelingt der Spiegelversuch nach SANTSCHI, wenn die Sonne durch ein Wolkenloch scheint (Abb. 7 A u. B). Das gleiche ist der Fall, wenn mit Hilfe einer Polarisationsfolie die eindeutige Orientierungsmöglichkeit nach dem Polarisationsmuster des Himmels in eine zweideutige verwandelt wird (Abb. 13). Unter diesen Bedingungen habe ich die Sonne 50mal abgedeckt und gespiegelt und jedesmal lief das betreffende Tier unter der Folie sofort in der Gegenrichtung.

Da die Ameisen auch in warmen Nächten das Nest zur Nahrungssuche verlassen können (BRUNS 1954), müssen auch unter diesen Bedingungen Orientierungsmöglichkeiten bestehen. Nach Beobachtungen von SANTSCHI (1923) an *Monomorium salomonis* (Myrmicinae) kann der Mond für die Nachtorientierung von großer Bedeutung sein. Waldameisen tragen auch bei Vollmond eifrig ihre Brut aus der Arena in das Nest zurück.

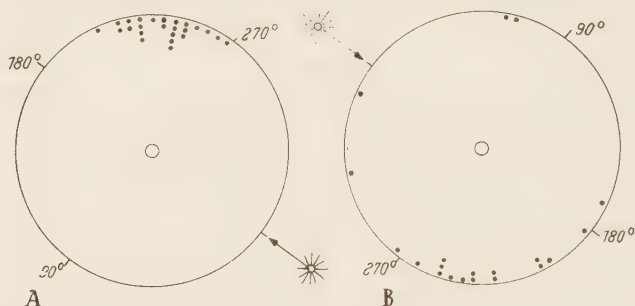


Abb. 7 A u. B. Spiegelversuch nach SANTSCHI mit *Formica rufa* L. (17. 8. 54; 8³⁰—9⁰⁰ Uhr). Die Sonne schien durch ein Wolkenloch und wurde abgedeckt und von der Gegenseite gespiegelt (B). In A die Laufrichtung vor dem Spiegeln. In der gleichen Situation am 25. 8. 55 wechselten beim Spiegeln fünf von fünf Tieren die Laufrichtung

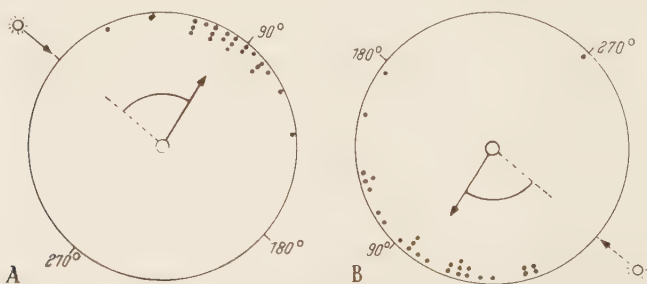


Abb. 8 A u. B. Nachweis der Mondorientierung von *Formica rufa* L. Die Ameisen liefen so zum Nest, daß sie den Vollmond links hatten (A). Nach dem Spiegeln und Abdecken des Mondes liefen bis auf eines alle geprüften Tiere in der Gegenrichtung (B)

Unter diesen Bedingungen ist wieder mit dem Santschischen Spiegelversuch der Nachweis der Mondorientierung gelungen (Abb. 8).

Bienen können die Sonne auch durch eine Wolkendecke hindurch lokalisieren (v. FRISCH 1951, 1954, 1956). Ich habe versucht, auch bei den Ameisen Anhaltspunkte für eine solche Fähigkeit zu finden.

Bei geschlossener Wolkendecke und mit Sicht auf große Gegenstände (Häuser, Bäume) dressierte Ameisen können sich gut optisch orientieren. Wird aber die Arena mit den dressierten Ameisen anschließend in eine fremde andersartige Umgebung versetzt, dann sind die Ameisen desorientiert. Können die Ameisen dann nach einer Rückversetzung die Umgebung des Dressurplatzes wieder sehen, dann marschieren sie sofort

wieder in der alten Richtung. Das typische Ergebnis eines von zehn solcher Versuche wird mit Abb. 9 A u. B beschrieben. Wie der Vergleich mit dem entsprechenden Versuch bei wolkenfreiem Himmel zeigt (Abb. 9 C und D), sind die Ameisen durchaus instande, bei einer solchen Versetzung in ein fremdes Gelände ihre Dressurrichtung relativ zu den Himmels-

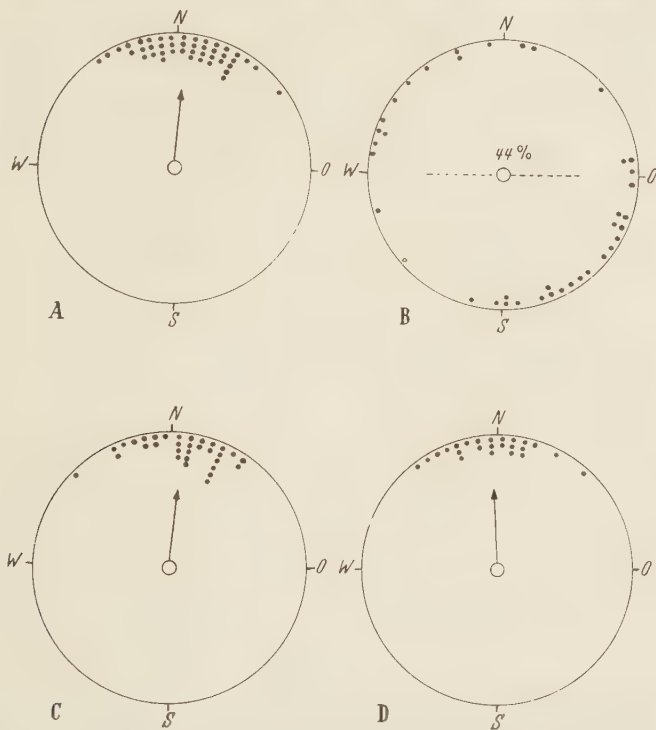


Abb. 9 A—D. Versetzungsversuche im Gelände bei völlig bewölktem (A, B) und unbewölktem (C, D) Himmel. Die an einer bestimmten Stelle des Institutsgartens (Abb. 16 A) nach Norden orientierten Ameisen (A) wurden in eine andere Umgebung versetzt (Abb. 44 C). Von einer Nordorientierung war nichts mehr nachzuweisen (B). In den Halbkreis der ehemaligen Laufrichtung kamen nur noch 44% der Ameisen. In C und D sind die Laufrichtungen eines gleichen Versuches bei wolkenfreiem Himmel wiedergegeben. Die Ameisen behielten in diesem Fall nach dem Versetzen (D) die vorherige Laufrichtung (C) bei

marken beizubehalten. Die gleiche Fähigkeit ist auch von den Bienen bekannt (v. FRISCH 1952). Weitere Versuche mit längeren Einsperrzeiten nach dem Versetzen in die unbekannte Umgebung werden in Abschnitt F IV beschrieben.

Es ist möglich, mit Hilfe einer schwarzen Scheibe das Vorhandensein einer zusätzlichen Orientierungsmöglichkeit außer der Scheibe nachzuweisen. Die Scheibe wird bei der Dressur in der zu prüfenden Umgebung geboten und dann um 90° versetzt. War außer der Scheibe bei der Dressur der freie Himmel und die Sonne sichtbar, dann laufen die

Ameisen nach dem Versetzen der Scheibe, wie in Abb. 10 D, E dargestellt, in einer Kompromißrichtung in bezug auf die beiden in Konflikt gesetzten Orientierungsmöglichkeiten. Trägt der Himmel aber bei diesem

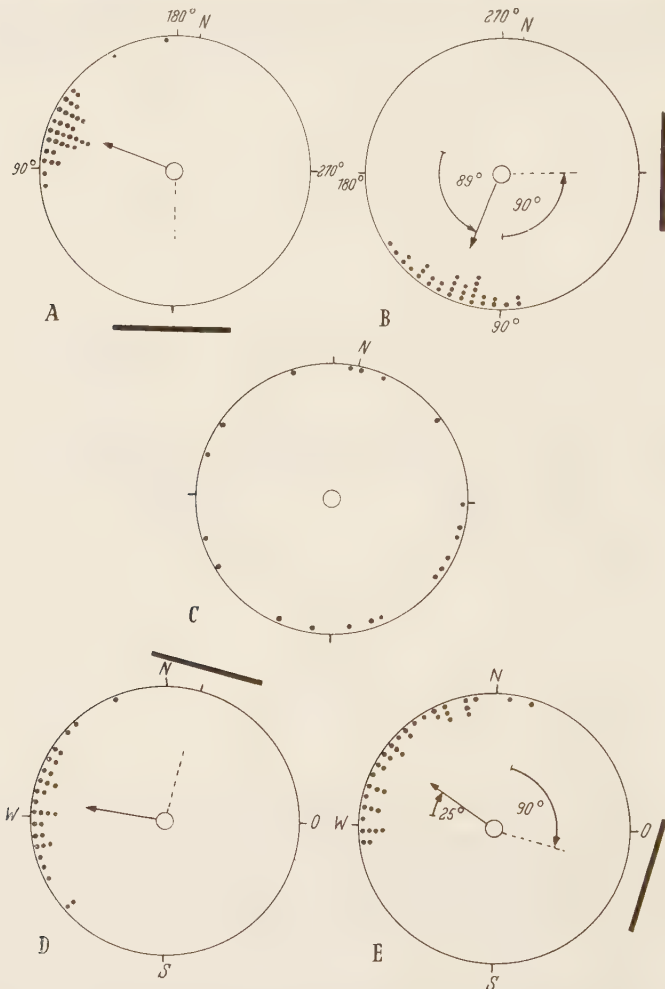


Abb. 10 A—E. Versetzungsversuche mit einer schwarzen Scheibe bei geschlossener Wolkendecke (A, B, C) und bei wolkenfreiem Himmel (D, E) auf dem Institutsdach. A, D Laufrichtungen nach der Dressur; B, E nach Versetzen der schwarzen Scheibe (40 cm $\varnothing$ in 50 cm Entfernung am Ameisenhorizont) um 90°. C Laufrichtungen der Ameisen nach Entfernen der Scheibe. Die Rechtsabweichung im Versuch D, E beträgt $25^\circ \pm 7^\circ$

Versuch eine dichte geschlossene Wolkendecke, dann ist von einem solchen Konflikt zwischen zwei Orientierungsmöglichkeiten nichts nachzuweisen, d. h. die Ameise orientiert sich dann ausschließlich nach der schwarzen Scheibe (Abb. 10 A, B, C). Auch diese Versuche (Abb. 10 A

bis E) sind mehrmals mit verschiedenen Dressurrichtungen und grundsätzlich gleichem Ergebnis wiederholt worden.

Weil die Streuung meist sehr groß ist, sind die Versuche bei bewölktem Himmel und Fehlen von Landmarken schwieriger zu deuten. Wie an der Fehlerzunahme erkennbar ist, nimmt die Sicherheit der Orientierung

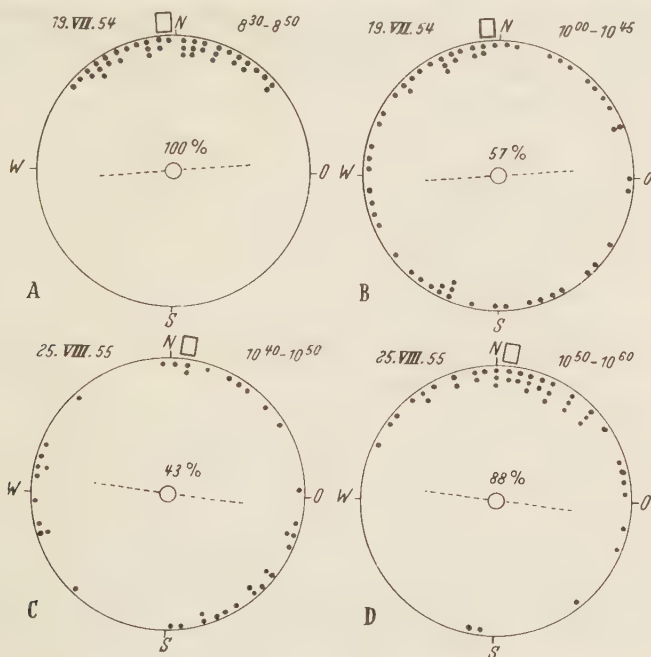


Abb. 11 A—D. Orientierung bei bewölktem Himmel auf dem Institutsdach. Der optischen Orientierung der Ameisen stand nur das Himmelslicht zur Verfügung. Als Maß für die Güte der Orientierung dient der Prozentsatz der in den Halbkreis Richtung Nest laufenden Ameisen. Jedem Versuch ging eine mindestens einstündige Dressur voraus. Kästchen = Nest. 1. Versuch: A Die Sonne scheint, etwa $\frac{1}{5}$ des Himmels ist blau. Die Ameisen sind gut orientiert. B Den Himmel bedeckt eine dichte Wolkendecke. Ich kann keine hellere Stelle erkennen. Von Orientierung ist nichts mehr nachzuweisen. 2. Versuch: C Der Himmel ist völlig bedeckt, der Ort der Sonne erscheint mir nicht heller. Die Ameisen können sich nicht orientieren. D Der Ort der Sonne erscheint als helle Stelle in den Wolken, die meisten Ameisen laufen in der richtigen Richtung

mit zunehmender Bewölkung immer mehr ab. Abb. 11 bringt dazu als Beispiele zwei typische Ergebnisse einer größeren Zahl von Versuchen. Selbst bei völlig geschlossener Wolkendecke ist vielfach noch eine deutliche Bevorzugung der Dressurrichtung zu erkennen (Abb. 11 D). Der Himmel war in diesen Fällen in Sonnenrichtung meist deutlich aufgeleuchtet. Nur in einem einzigen solchen Experiment konnte ich nirgends am Himmel eine hellere Zone feststellen.

Für die Beurteilung der Orientierungsleistungen bei bewölktem Himmel ist es wichtig zu wissen, ob ein diffuser Lichtschein eine scharf

begrenzte Lichtquelle ersetzen kann. Durch Versuche mit künstlicher Beleuchtung läßt sich diese Frage klären: Eine Schar Ameisen lernt unter dem Schirm (Abb. 4) eine künstliche Lichtquelle in einer bestimmten Richtung zu fixieren. Nach der Dressur wird die Lichtquelle entfernt und die Seitenwände des Schirmes werden zusätzlich zu der symmetrischen Deckenbeleuchtung durch eine Lampe unter der Arena diffus asymmetrisch angestrahlt. Eine Seitenwand ist dadurch in Höhe 30°

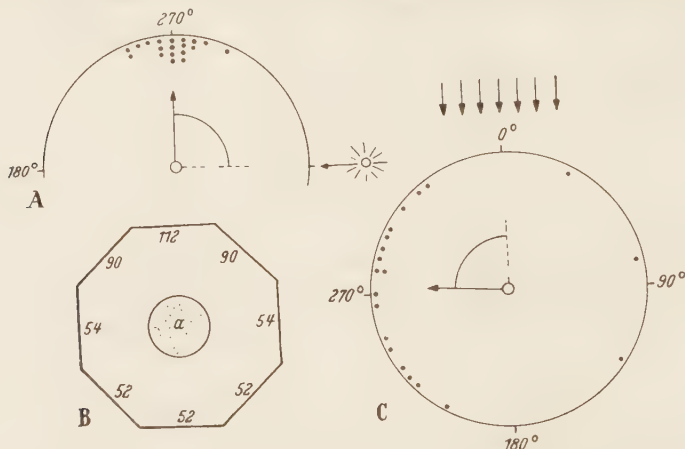


Abb. 12 A—C. Ersatz einer distinkten Lichtquelle durch einen diffusen Lichtschein. A Die zurückkehrenden Ameisen fixieren rechts eine 100 W-Glühbirne. Diese Lichtquelle wird im eigentlichen Versuch ausgeschaltet. Die 8 Seitenwände des Schirmes (Abb. 3) werden dann diffus und asymmetrisch beleuchtet. Die Beleuchtungsstärken in 30° Höhe über der Ameisenlauffläche sind in dem Diagramm B in Lux angegeben. Dem Diagramm C können die Laufrichtungen der Ameisen in Bezug auf den Lichtschein (Pfeile) entnommen werden. a Arena in der Schirmmitte

über der Ameisenlauffläche etwa doppelt so hell wie die gegenüberliegende. Die genaue Stärke der Beleuchtung auf die 8 Schirmwände in 30° Höhe ist in Abb. 12 B angegeben. In größerer Winkelhöhe über dem Ameisenhorizont nehmen die Unterschiede in der Wandhelligkeit immer mehr ab.

In dieser plötzlich erscheinenden neuen optischen Situation sind die Ameisen nun tatsächlich nicht desorientiert, sondern laufen so, daß der Winkel zwischen der mittleren Laufrichtung und der Lichtscheinmitte der gleiche ist, wie vorher der zwischen der Laufrichtung und der Lichtquelle. Die Streuung der Laufrichtungen ist aber bei der Lichtscheinorientierung erheblich größer. Das Ergebnis eines von vier gleich verlaufenen Versuchen mit verschiedenen Dressurrichtungen ($\alpha = 0, 90, 180$ und 270°) ist in Abb. 12 A, C wiedergegeben.

Diese hier unter künstlichen Beleuchtungsbedingungen erschlossene Fähigkeit der Ameisen reicht vorläufig aus als Erklärung für die Orientierungsleistungen nach dem bewölkten Himmel.

II. Die Orientierung nach künstlichem und natürlichem polarisiertem Licht

Wir wissen schon mit Bestimmtheit von zwei verschiedenen Ameisenarten (*Lasius niger* L.: SCHIFFERER zit. v. FRISCH 1950, CATHY 1951; *Myrmica ruginodis* NYL.: VOWLES 1950, 1954) aus zwei verschiedenen Unterfamilien (Formicinae und Myrmicinae), daß sie die Schwingungsrichtung des polarisierten Lichtes zur Orientierung benützen können. Hier soll mit zwei Experimenten auch für *Formica rufa* das Vorhandensein dieser Fähigkeit auf direktem Wege nachgewiesen werden. Die

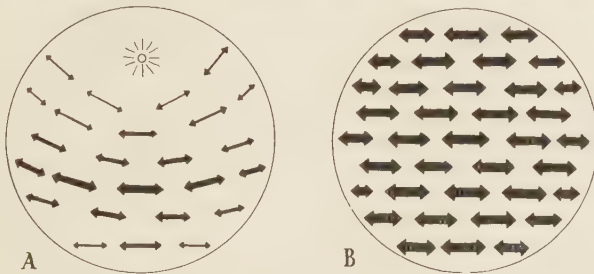


Abb. 13 A u. B. Schema der Polarisationserscheinungen des blauen Himmelslichtes (A) und des Lichtes unter einer Polarisationsfolie (B). Die Pfeilrichtung kennzeichnet die Schwingungsrichtung, die Pfeildicke die Intensität der Polarisation. In A ist außerdem die Sonnenstellung angegeben. Es lassen sich durch das Muster in A *eine*, durch das Muster in B *zwei* Symmetrieachsen legen. Entsprechend ist eine Orientierung nach A eindeutig und nach B zweideutig

Spiegelversuche S. 168 lieferten schon einen indirekten Beweis für die Orientierung nach polarisiertem Himmelslicht.

Linear polarisiertes Licht größerer Flächenausdehnung läßt sich mit Hilfe von Polarisationsfolien erzeugen. Mit solchen Folien hat als erster v. FRISCH bewiesen, daß die Honigbiene die Lichtschwingungsrichtung zur Orientierung benützen kann. SCHIFFERER (zit. v. FRISCH 1950) dressierte die Ameise *Lasius niger* unter einer rechteckig eingerahmten Folie zum Futter. Nach Foliendrehung wichen die einzelnen Ameisen um einen entsprechenden Winkelbetrag von der bisherigen Laufrichtung ab. Bei *Formica rufa* war ein einwandfreier Nachweis auf diesem Wege nicht möglich, der 4 cm breite Rahmen war eine zu gute Orientierungsmarke. In den eigentlichen Versuchen wurde daher ausschließlich eine rund eingerahmte Folie von 40 cm Durchmesser benutzt. Diese Folie lag bei den Versuchen immer 3 cm über der Lauffläche der Ameisen. Seitlich unter die Folie fallendes Licht wurde abgeschirmt. Die einzutragenden Puppen lagen sowohl beim Dressieren als auch beim Registrieren unter der Folienmitte.

War die runde Folie allein optische Orientierungsmarke, dann gelang trotz zahlreicher Bemühungen keine Dressur. Wird zu dem zweideutigen Orientierungszeichen, welches die Folie allein bietet (Abb. 13),

noch als eindeutiges Orientierungszeichen die Sonne geboten, dann können die Ameisen rasch die Richtung zum Nest erlernen. Zum Nachweis der Orientierung nach dem Folienlicht kann die Fähigkeit der Ameisen benützt werden, im Konflikt zwischen zwei Orientierungsmöglichkeiten sich in die resultierende Richtung einzustellen. Bei dem entsprechenden Versuch lag die Schwingungsrichtung des Folienlichtes quer zur Laufrichtung gegen das Nest (Abb. 14 A). Die Richtung des Sonnenlichtes war zu Dressurbeginn gleich der Laufrichtung gegen das Nest, wich aber später der Sonnenwanderung wegen nach rechts ab.

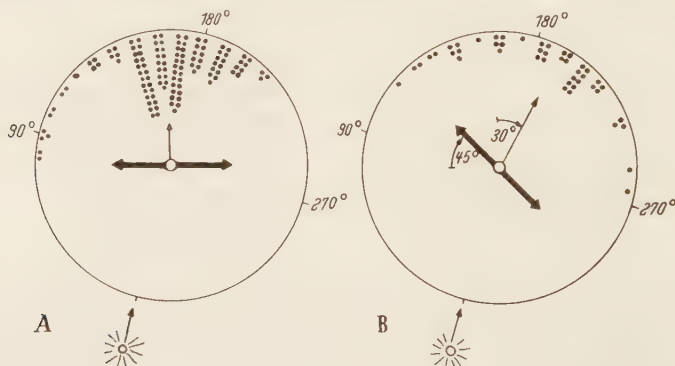


Abb. 14 A u. B. Nachweis der Orientierung nach der Schwingungsrichtung des Lichtes unter einer Polarisationsfolie. A Die Ameisen haben gelernt quer zur Schwingungsrichtung des Folienlichtes zu laufen. Sie können durch die Folie hindurch die Sonne sehen. B Die Folie wird um 45° nach rechts gedreht. Durch die Drehung werden die Ameisen im Mittel um $30^\circ \pm 4,6^\circ$ nach rechts abgelenkt. Der Doppelpfeil kennzeichnet die Schwingungsrichtung des Lichtes unter der Polarisationsfolie, der einfache Pfeil die mittlere Laufrichtung der Ameisen einer Stichprobe

Nach der Dressur wurde die Folie mehrmals kurze Zeit um 45° nach rechts gedreht und dann sofort wieder in die Dressurstellung zurückgebracht. Während beider Folienstellungen wurden Laufrichtungen registriert, während der gedrehten Stellung meist jeweils drei und während der Dressurstellung meist zehn. Die Gesamtheit der auf diese Weise registrierten Winkelwerte sind in den beiden Diagrammen der Abb. 14 wiedergegeben.

Unter der gedrehten Folie wichen die Ameisen im Mittel um $30^\circ \pm 5^\circ$ nach rechts ab. Diese Abweichung kann kein Zufall sein, sie kann allein durch die Fähigkeit der Ameisen erklärt werden, sich nach der Schwingungsrichtung des Lichtes orientieren zu können.

Statt des Folienlichtes kann auch das polarisierte blaue Himmelslicht zur Dressur verwendet werden. Die Prüfung des Dressurerfolges geschah wieder mit der runden Polarisationsfolie. Wurde sie so aufgelegt, daß das polarisierte Licht unter ihr die gleiche Schwingungsrichtung hatte wie das Himmelslicht im Zenit (Abb. 13 A, B), dann wurden die

Ameisen von der Dressurlaufrichtung nicht merklich abgelenkt, lag die Folie gegenüber dieser Lage um 50° nach rechts oder links gedreht über den Ameisen, dann traten signifikante Abweichungen der Läufe im gleichen Drehsinn auf. Die registrierten Laufrichtungen sind in Abb. 15 A—D wiedergegeben.

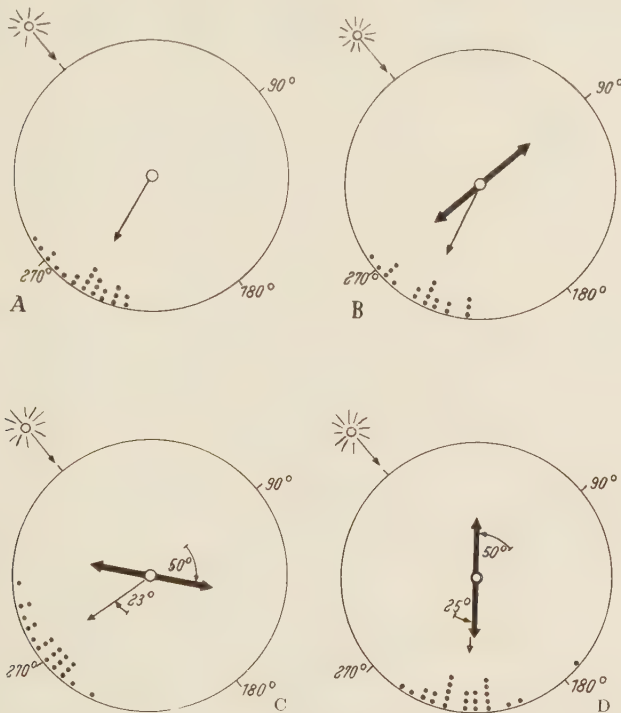


Abb. 15 A—D. Nachweis der Orientierung nach dem polarisierten blauen Himmelslicht. A Die Ameisen haben es gelernt, in einer bestimmten Richtung ihr Nest zu finden. Sie haben über sich den wolkenfreien Himmel und die Sonne. B Eine Folie wird so aufgelegt, daß das Licht unter ihr schwingt wie am Himmel an der Stelle der stärksten Polarisation. Gegenüber der Laufrichtung in A weichen die Ameisen nach dem Auflegen im Mittel um $-3^\circ \pm 5^\circ$ ab. C Die Folie wird im Vergleich zu B um 50° nach rechts gedreht aufgelegt. Die Ameisen laufen gegenüber A um $23^\circ \pm 4,5^\circ$ weiter nach rechts. D Die Folie wird im Vergleich zu B um 50° nach links gedreht aufgelegt. Die Ameisen weichen jetzt gegenüber A im Mittel um $25^\circ \pm 4,5^\circ$ nach links ab. (Pfeile s. Erklärung Abb. 14)

Zu qualitativ gleichem Ergebnis führte die Wiederholung des letzten Versuches mit anderen Ameisenarten (*Formica fusca* LATR., *Lasius niger* L., *Myrmica ruginodis* NYL., *Tetramorium caespitum* L. und *Tapinoma erraticum* LATR.)

Es scheint ein Widerspruch zu bestehen zwischen den Versuchen hier, bei welchen die Ameisen im Konflikt eine Kompromißrichtung wählen, und den Reaktionen auf Spiegeln der Sonne (Abschnitt B I), bei welchen die Ameisen sich alternativ entscheiden. Die Erklärung könnte

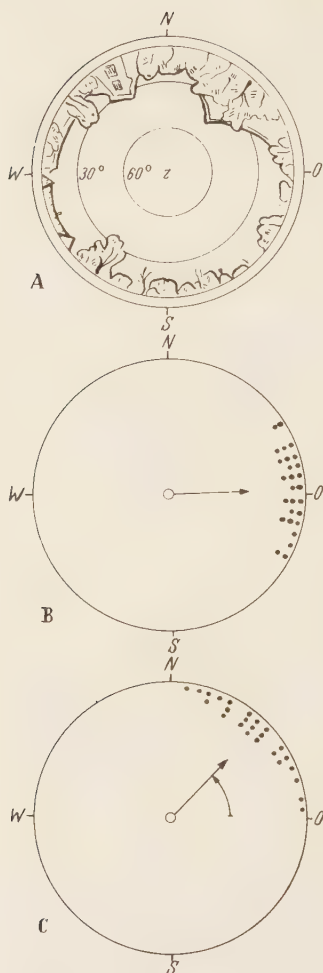


Abb. 16 A—C. Nachweis der gleichzeitigen Orientierung nach Himmelszeichen und Landmarken. A Rundpanorama von der Umgebung des Dressurplatzes. Z ist die Stelle des Zenites. Die Kreise entsprechen dem Arenarand und den Horizonthöhen 30 und 60°. B Laufrichtung nach der Dressur in der Umgebung A. C Spätere Laufrichtungen in der Umgebung A, nachdem gegenüber dem Himmel Nordorientierung erlernt worden war

darin liegen, daß in dem einen Fall die beiden konkurrierenden Orientierungsmarken höchstens 50° gegeneinander gedreht worden sind und in dem anderen Fall 180° .

Weitere Versuche mit polarisiertem Folienlicht werden in anderem Zusammenhang in Abschnitt F III beschrieben.

III. Die Orientierung nach großen Gegenständen

Es soll nun noch geprüft werden, ob auch Bäume und Häuser gleichzeitig mit den Himmelsmarken zur Orientierung verwendet werden.

Die zur Prüfung angewandte Methode ist im wesentlichen die gleiche wie oben im Fall der schwarzen Scheibe oder wie sie v. FRISCH und LINDAUER (1954) bei den Bienen benützten; es wird eine Konfliktsituation zwischen den beiden zu prüfenden Orientierungsmöglichkeiten hergestellt:

Die Arena wird zunächst bei wolkenfreiem Himmel im Institutsgarten aufgestellt und die Ameisen werden dressiert, in einer bestimmten Richtung ihr Nest zu finden. Dann wird die Arena in eine neue Umgebung versetzt, an eine andere Stelle des Gartens oder auf das Institutsdach. In dieser neuen Umgebung werden die Ameisen gegenüber dem Himmel in eine zweite Richtung dressiert, die gegenüber der Richtung der Erstdressur um 90° gedreht ist. Werden die Ameisen dann wieder an die Stelle der Erstdressur zurückgebracht, dann ist der gewünschte Konflikt da, die alte Dressur gegenüber den Landmarken führt in eine um 90° verschiedene Richtung gegenüber der Zweiddressur nach den Himmelsmarken.

Dafür ein Versuchsbeispiel (Abb. 16):

Eine Schar Ameisen wird in der Umgebung (Abb. 16 A) bei wolkenfreiem Himmel nach Osten dressiert und durch gelbe Farbpunkte ge-

kennzeichnet. Die mittlere Laufrichtung nach der Stichprobe (Abb. 16 B) beträgt ($\bar{\alpha}$ = mittlerer Richtungswinkel; n = Anzahl der jeweils registrierten Laufrichtungen):

$$\bar{\alpha} = 88^\circ \pm 3,6^\circ \text{ bei } n = 27.$$

Die nach Osten dressierten Ameisen werden auf das Institutsdach gebracht, dort gegenüber dem Himmel nach Norden umdressiert und mit einem roten Punkt versehen. Die mittlere Laufrichtung auf dem Dach ist:

$$\bar{\alpha} = 0^\circ \pm 4,4^\circ \text{ bei } n = 33.$$

Die zweimal dressierten Ameisen (kenntlich an den Farbpunkten) werden wieder in der Umgebung Abb. 16 A in der Arenamitte ausgesetzt und ihre mittlere Laufrichtung bestimmt (Stichprobe Abb. 16 C):

$$\bar{\alpha} = 44^\circ \pm 4,3^\circ \text{ bei } n = 25.$$

Diese Laufrichtung ist signifikant verschieden von der Laufrichtung der Erst- und der Zweitdressur (88° und 0°) und liegt in der Mitte zwischen ihnen. Die Ameisen haben demnach den Konflikt zwischen den beiden Dressurrichtungen nach den Himmels- und den Landmarken durch Einstellen in eine Kompromißrichtung beantwortet, was gleichzeitiges Orientiertsein nach beiden Marken beweist.

Die Fähigkeit, Himmels- und Landmarken kombiniert zur Fernorientierung zu benutzen, ist Ameisen und Bienen (v. FRISCH und LINDAUER 1954) gemeinsam. Gleich ist auch bei beiden Hymenopteren, daß verschiedenen Landmarken nicht das gleiche relative Gewicht gegenüber den Himmelsmarken zukommt. So hat z. B. die schwarze Scheibe (Abb. 10 D, E) die Ameisen weit weniger von der Himmelsorientierung abgelenkt als die Umgebung in Abb. 16 A.

Anhaltspunkte für echte Unterschiede zwischen Bienen und Ameisen fehlen vorläufig in bezug auf den hier angeschnittenen Problembereich. Der Befund der Alternativwahl bei den Bienen (v. FRISCH und LINDAUER 1954) und der Kompromißwahl bei den Ameisen könnte vielleicht auf die unterschiedlichen Versuchsbedingungen zurückzuführen sein.

C. Die Grundorientierung

Der Grundorientierung auf der einen Seite wird die Menotaxis (oder abgeleitete Orientierung) auf der anderen Seite gegenübergestellt.

Typisch ist für die Grundorientierung, daß die Fixierichtung oder Einstellrichtung angeboren ist. Meist steht dem Insekt unter gegebenen Reizbedingungen nur eine Einstellmöglichkeit zum Objekt der Orientierung zur Verfügung. Von „höheren“ Zentren wird erwartet, daß sie sich nicht am Vorgang der Grundorientierung beteiligen. Bekannte Formen der Grundorientierung sind die positive und die negative Phototaxis oder die Lichtrückeneinstellung.

Bei der Menotaxis (KÜHN 1919, 1929) stehen dem Insekt beliebig viele oder zumindest sehr viele Einstellmöglichkeiten zur Verfügung. „Höhere“ nervöse Zentren beteiligen sich insofern am Orientierungsvorgang, als oft Lernvorgänge bestimmen, welche der vielen Einstellmöglichkeiten im Einzelfall zum Einsatz kommen. Oft erscheint im Experiment der jeweils eingeschlagene Richtungswinkel als „zufällig“. Auf Grund der Untersuchungen LUDWIGS (1933, 1934) an *Lymantria*-Raupen, BIRUKOWS (1954) an *Geotrupes* und der eigenen an Ameisen (Kapitel E) enthält das nervöse Funktionsgefüge der Menotaxis sehr wahrscheinlich in jedem Fall auch noch das Funktionsgefüge einer Grundorientierung. Insofern kann die Menotaxis auch als abgeleitete Orientierung der Grundorientierung gegenübergestellt werden.

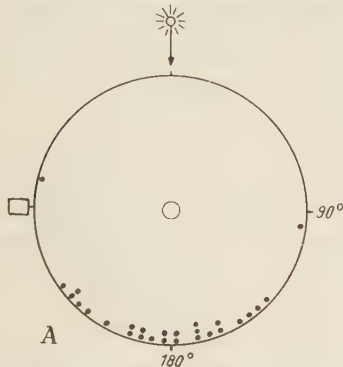
I. Die verschiedenen Formen der Grundorientierung

Soll der Nachweis einer Grundorientierung geführt werden, dann darf in der zu prüfenden Umgebung kein Lernvorgang vorausgegangen sein. Sicherheitshalber habe ich außerdem alle Ameisen vor den Versuchen mindestens eine Woche lang bei nur kurzzeitig unterbrochener Dunkelheit gehalten.

Auf Grund zahlreicher Gelegenheitsbeobachtungen unter den verschiedensten Bedingungen am Ameisenhaufen und in der Versuchsarena kann gesagt werden, daß *negative Phototaxis* charakteristisch ist für die Ameise, die in das Nest zurückkehren „will“. Orientiert laufende Ameisen, die vorher gewaltsam aus dem Nest entfernt worden waren, fliehen dementsprechend meistens Lichtquellen. Besonders auffällig ist diese Reaktion bei älteren Königinnen und noch nicht voll ausgefärbten Jungtieren aller Kasten. Hier fehlen weitgehend die den älteren Arbeiterinnen eigentümlichen Suchschleifen und Suchwendungen, durch die der unmittelbare Eindruck einer Flucht vor dem Licht oft mehr oder weniger verlorengeht. Öffnet man z. B. einen Ameisenhaufen oder ein Gipsnest, dann sind es nur ältere Arbeiterinnen, die erregt ins Helle austreten, „den Feind zu suchen“, die Jungtiere und die Königinnen begeben sich sofort an die dunkelsten Stellen.

Mit abnehmender Temperatur im Herbst oder nach längerer Trockenheit nimmt auch bei älteren Arbeiterinnen bei seitlicher Lichtreizung die Zahl der Suchschleifen immer mehr ab, so daß auch bei ihnen die Neigung zur Lichtflucht immer deutlicher wird. In einem Sonderfall läßt sich die negative Phototaxis von Arbeiterinnen auch unter nicht so extremen Umständen recht deutlich experimentell demonstrieren. Wird eine Schar Ameisen mit ihrer Brut bei seitlich stehender Sonne oder künstlicher Lichtquelle in der Arenamitte ausgesetzt, dann beginnt der größte Teil der Tiere zunächst mit Suchbewegungen, die mehr oder weniger weit nach allen Seiten führen. Einzelne Ameisen dagegen er-

greifen sofort Puppen und laufen mit diesen von der Lichtquelle weg. In einem Fall habe ich von 27 solchen unerfahrenen Puppenträgern die Laufrichtungen in bezug auf die Sonnenrichtung (Azimut) registriert (Abb. 17 A). Wie aus der Abbildung zu ersehen ist, liefen alle Tiere bis



auf eines in den lichtabgewandten Halbkreis. In zwei weiteren Versuchen mit künstlicher Lichtquelle (200 W, 20° hoch, 100 cm entfernt) liefen von insgesamt 74 Tieren fünf in den lichtzugewandten Halbkreis.

Sehr kennzeichnend ist die *positive Phototaxis* bei wohl fast allen Ameisenarten für die Lichteinstellung der geflügelten Geschlechtstiere kurz vor oder beim

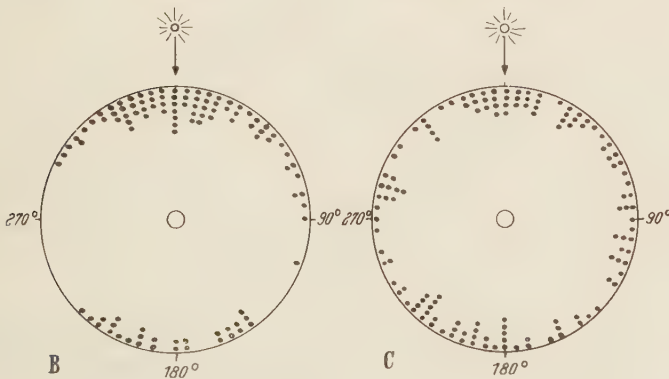


Abb. 17 A—C. Versuche zur Grundorientierung der Ameisen nach Lichtquellen. A Laufrichtungen unerfahrener Puppenträger in bezug auf die Stellung der Sonne. B Laufrichtungen von Ameisen, die spontan die Arena betreten, wobei sie nur eine seitlich stehende künstliche Lichtquelle sehen. C Die gleichen Versuchsbedingungen wie bei B, die Ameisen verlassen jedoch nicht spontan, sondern infolge einer Störung das Nest

Verlassen des Nestes zum Hochzeitsflug (vgl. GOETSCH 1953, S. 231). In meinen Versuchen liefen auch die Arbeiterinnen, die spontan das Nest verließen, immer vorwiegend auf künstliche oder natürliche Lichtquellen zu. Ein typisches Ergebnis von insgesamt 6 Versuchen ist in Abb. 17 B dargestellt. Beim Registrieren wurde folgendermaßen vorgegangen: Das Ameisennest war mit seinem Ausgang an ein Mittelloch der Arena angeschlossen. Der Beobachter wartete geduldig bis eine Ameise spontan die Arena betrat und registrierte ihre Laufrichtung. Dann kam die nächste an die Reihe usw. Wie aus den Verteilungen der Laufrichtungen (Abb. 17 B) hervorgeht, streben die Ameisen unter

diesen Bedingungen vorwiegend auf die jeweilige Lichtquelle zu. Ein kleinerer Teil der Tiere lief in jedem Beobachtungsfall auch in die entgegengesetzte Richtung.

In allen diesen und den folgenden Versuchen mit der Grundorientierung der Arbeiterinnen fällt die große Streuung der Laufrichtungen auf. Hauptursache dieser Abweichungen vom Mittelwert ist die jedem

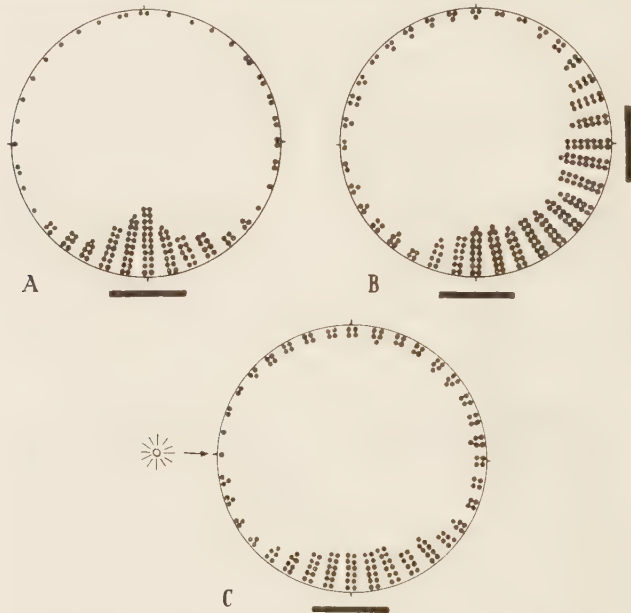


Abb. 18 A—C. Die Skototaxis der Ameisen. Jedem Punkt entsprechen in diesem Fall fünf registrierte Laufrichtungen in der betreffenden Klasse. A In der gleichmäßig erleuchteten Umgebung der Arena ist eine schwarze Scheibe. Die aus dem Nest entfernten Ameisen streben auf diese Scheibe zu. B Eine zweite gleiche Scheibe ist für die Ameisen im Winkel von 90° zur ersten sichtbar. Die Ameisen wählen entweder die Richtung auf die eine Scheibe oder die auf die andere. C Auch bei seitlich stehender Lichtquelle (200 W, 30° hoch, 100 cm entfernt) laufen die Ameisen vorwiegend auf die schwarze Fläche zu. Trotzdem ist die Lichtquelle nicht ganz wirkungslos. In die lichtabgewandte Arenahälfte laufen mehr Ameisen als in die lichtzugewandte

Beobachter sofort auffallende starke Neigung der Ameisen zu Pendel-läufen und Suchschleifen. Starke Erregung fördert diese beiden Verhaltensweisen, so daß von einer phototaktischen Reaktion oft überhaupt nichts mehr nachzuweisen ist. Als Beispiel dafür sind in Abb. 17 C die Laufrichtungen von Ameisen wiedergegeben, die nach kräftigem Klopfen an das Nest die Arena betraten. Die Versuchsbedingungen waren sonst die gleichen wie bei dem Versuch von Abb. 17 C, bei welchem deutliche Lichtorientierung nachweisbar war.

Eine kleine leuchtende Stelle in sonst dunklerer Umgebung ist nur ein Spezialfall von vielen möglichen Helligkeitsverteilungen im Raum.

denen gegenüber eine optische Grundorientierung erfolgen kann. Der hellere Bereich des Gesichtsfeldes kann immer ausgedehnter werden, so daß der dunklere nur noch einen mehr oder weniger großen Fleck darstellt. Ist die Ameise in Neststimmung, dann läuft sie auch noch auf diesen Fleck zu (Abb. 18 A). Diese von vielen Arthropoden bekannte Reaktion wird auf Grund einer Definition von ALVERDES (1930) Skototaxis genannt. Das bezeichnende an ihr ist die weitgehende Unabhängigkeit der Laufrichtungen von der Lichtverteilung im hellen Bereich des Gesichtsfeldes. Eine seitlich stehende Lichtquelle lenkt die Ameisen im Versuch (Abb. 18 C) nur wenig ab von der Laufrichtung auf die schwarze Scheibe zu. Genausowenig wie eine Lichtquelle im hellen Bereich des Gesichtsfeldes lenkt eine zweite dunkle Stelle vom Lauf nach der ersten ab und umgekehrt (Abb. 18 B). Die Verteilung der Laufrichtungen mit ihren 2 Gipfeln (Abb. 18 B) ist in diesem Falle etwa so, als wenn wir 2 Verteilungen von der Art wie in Abb. 18 A sich überlagern ließen. Reine Resultanteneinstellung hätte einen Gipfel der Verteilung zwischen den Platten zur Folge.

Zur Durchführung und Auswertung der Versuche (Abb. 18) müssen noch einige Einzelheiten mitgeteilt werden: Die schwarzen Scheiben hatten einen Durchmesser von 30 cm, sie waren 60 cm von der Arenamitte aufgebaut worden und ihre Mitten hatten für die Ameisen eine Winkelhöhe von 30°.

Die Laufrichtungen der Ameisen wurden bei diesen Versuchen mit der Trichterarena (Abb. 5) registriert. Die in die Arenamitte gesetzten Ameisen liefen auf den Arenarand zu, wo sie dann in die entsprechenden Trichter fielen. Bei jedem Versuch wurden so viermal die Laufrichtungen von etwa gleich großen Gruppen von Ameisen bestimmt. Zwischen den Bestimmungen wurde die Arena jeweils um 10° gedreht, so daß immer dort ein Trichter lag, wo bei der vorhergehenden Bestimmung keiner war. Die so ermittelten Daten wurden nach folgendem Beispiel für die Richtung 20° rechts von der Scheibe verrechnet:

	1.	2.	3.	4.
10°	a_1		c_1	
20°		b_2		d_2
30°	a_3		c_3	

$$\left(b_2 + d_2 + \frac{a_1 + a_3 + c_1 + c_3}{2} \right) : 2$$

Dabei sind a, b, c, d die Anzahlen der Ameisen in den einzelnen Trichtern beim 1.—4. Registrieren. Die Indices beziehen sich auf die Richtungen der jeweils 20° voneinander entfernten Trichter in bezug auf die Richtung zur Scheibenmitte.

Durch diese Auswertungsmethode erhält man statt der ursprünglichen 20°-Klassen der Arena die genaueren 10°-Klassen; außerdem werden die Unregelmäßigkeiten durch Zufallsschwankungen etwas unterdrückt.

Zum Zweck der anschaulichen Darstellung werden die errechneten Häufigkeiten wieder in Runddiagramme eingetragen. Ein Punkt in den Diagrammen der Abb. 18 entspricht den ursprünglichen Laufrichtungen von 5 Ameisen.

Jeder der drei oben beschriebenen Versuche mit schwarzen Scheiben (Abb. 18 A bis C) ist noch zweimal unter leicht veränderten Bedingungen¹ mit grundsätzlich

¹ Andere Raumlage und Größe der schwarzen Scheiben.

gleichem Ergebnis wiederholt worden. In einem Wiederholungsversuch mit Scheibe und Lichtquelle war allerdings im Gegensatz zu dem hier dargestellten Versuch (Abb. 18C) kein Einfluß der Lichtquelle auf die Verteilung der Laufrichtungen nachzuweisen. Eine Erklärung für dies unterschiedliche Resultat kann im Augenblick noch nicht gegeben werden.

In Neststimmung kann die Arbeiterin also sowohl negativ phototaktisch als auch skototaktisch reagieren. Ob diesen beiden Reaktionsformen verschiedene zentralnervöse Mechanismen zugrunde liegen oder ob sie Sonderfälle einer allgemeineren Fähigkeit einer Instanz sind, darüber kann zur Zeit noch nicht entschieden werden.

Im Zusammenhang mit den weiteren Untersuchungen ist wichtig, daß die Ameise, die das Nest verläßt, vorwiegend positiv phototaktisch reagiert, und die heimkehrende Ameise vorwiegend negativ. Diese spezielle Verknüpfung mit diesen beiden „Stimmungen“ ist nicht auf die Ameise beschränkt. E. MÜLLER (1931) wies bei der Honigbiene nach, daß sie wenigstens in einem Temperaturbereich von 8—16° C in Neststimmung negativ und in Ausfliegestimmung positiv phototaktisch reagiert. Leider ist über die Lichtreaktion unerfahrener Bienen bei höherer Temperatur und in Neststimmung noch nichts bekannt.

Unter den weiteren Möglichkeiten von Grundorientierungen ist die *Lateralphototaxis*¹ vieler Insekten für die Theorie der Menotaxis von gewisser Bedeutung (S. 210). Unter gewissen Bedingungen stellt sich das sonst positiv oder negativ phototaktisch reagierende Tier so ein, daß es die Lichtquelle genau rechts oder links hat. Diese Einstellreaktion kennen wir von Termiten (RICHARD 1950), von der Wanderheuschrecke (CORNWELL 1950) und von der Stabheuschrecke (BAUERS 1953). Sie ist wahrscheinlich auch beim Mistkäfer (*Geotrupes*) und Ohrwurm (*Forficula*) vorhanden, da beide Insekten oft einen Richtungswinkel von 90° vor allen anderen stark bevorzugen (BIRUKOW 1954; WEYRAUCH 1937). Weder bei der Ameise noch bei der Honigbiene (BOCH) konnte diese Grundorientierung bis jetzt nachgewiesen werden, obwohl bei den entsprechenden Versuchen besonders darauf geachtet wurde.

II. Zur Physiologie der phototaktischen Fixierbewegung

Es soll versucht werden, aus dem Verhalten der Ameisen soweit als möglich, den Mechanismus der Raumeinstellung zu erschließen. Zwei Merkmale der Fixierbewegung stehen für die Analyse zur Verfügung: Der Drehsinn und die Stärke der Reaktion.

¹ Von Menotaxis im eigentlichen Sinn kann hier nicht gesprochen werden, da das Charakteristikum der „Zufälligkeit“ oder der Variabilität des Einstellwinkels bei dieser Orientierungsreaktion fehlt.

1. Der Drehsinn der Reaktion

Ein Insekt¹ in positiver oder negativer Lichtstimmung stellt sich so ein, daß seine Laufrichtung auf die Mitte einer Lichtquelle zu- oder von ihr wegführt. Dabei pendelt es mehr oder weniger stark um eine Mittellage hin und her. Die Richtung zur Objektmittle in dieser Mittellage wird Fixierrichtung (*F*) genannt. Sie (*F*) wird durch den Richtungswinkel α zur Laufrichtung gekennzeichnet. α ist 0° bei der positiven und 180° bei der negativen Phototaxis. Die Stelle des Auges, die in der Mittellage gereizt wird, heißt Fixierstelle (KÜHN 1929).

Das aus der Mittellage herausgedrehte Insekt dreht sich in der Regel um den jeweils kleineren Winkel zurück (vgl. KÜHN 1914, 1929). Der Fixierstelle gegenüber befindet sich demnach eine Stelle, bei deren Reizung die Häufigkeit von Rechts- und Linksdrehungen gleich groß ist, sie heißt Indifferenzstelle. Die entsprechende Richtung zum Objekt bei Reizung dieser Stelle wird sinngemäß Indifferenzrichtung (*I*) genannt.

Sehen wir von der Fixier- und Indifferenzrichtung ab, dann bestimmt eben genannte Regel den Drehsinn der Reaktion bei Reizung irgendeiner Augenstelle. Ausnahmen gibt es vor allem in der unmittelbaren Nachbarschaft von Fixier- und Indifferenzstelle. Hier sind Übergangsbereiche von der zweideutigen Reaktion mit gleicher Häufigkeit von Rechts- und Linksdrehungen zur eindeutigen Reaktion mit nur einem Drehsinn.

Die Größe dieser Übergangsbereiche hängt nicht nur vom Öffnungswinkel der Ommatidien ab (v. BUDDENBROCK und SCHULZ 1933), sondern kann sich auch aus physiologischen Ursachen ändern. Bei Ameisen spielt in diesem Zusammenhang, wie schon bei den Versuchen erwähnt (S. 182), die Intensität der die Phototaxis überlagernden Suchbewegungen eine große Rolle. Genaue quantitative Untersuchungen fehlen noch.

2. Die Stärke der Drehreaktion

Gefragt wird nach der Abhängigkeit der Reaktionsstärke von der Reizrichtung und der Reizstärke. Es stehen mindestens drei verschiedene Meßmethoden zur Verfügung: Der Zweilichterversuch, die Drehendenzvergleichsmessung und die Drehimpulsmessung.

a) **Der Zweilichterversuch.** Ein Insekt in positiver oder negativer Lichtstimmung läuft auf eine Lichtquelle zu oder von ihr weg. Wirken zwei Lichtquellen gleichzeitig in einem bestimmten Winkel zueinander auf das Insekt ein, dann entscheidet es sich entweder für eine der beiden Reizquellen (Alternativwahl) oder läuft in der Richtung der Winkelhalbierenden (Abb. 19 A) (Kompromißwahl). Die Differenz der Richtungswinkel zu beiden Lichtquellen bestimmt unter anderem von welchen der beiden Wahlmöglichkeiten das Insekt Gebrauch macht (v. BUDDENBROCK 1922).

¹ Ausgeschlossen sind hier Formen ohne gut entwickelte Komplexaugen.

Kompromißwahl bedeutet Berücksichtigung beider Lichtquellen bei der Orientierung. Leuchtet dabei eine der beiden Lichtquellen heller als die andere, dann läuft das Insekt statt in der Richtung der Winkelhalbierenden mehr in der Richtung der helleren Lichtquelle (DOLLEY und WIERDA 1929; LÜDTKE 1935). Ausnahmen hiervon sind bisher nicht bekanntgeworden, trotzdem habe ich diesen Versuch noch einmal mit Ameisen wiederholt.

Es wurden Jungtiere verwandt, die vorher seit der Verpuppung mit Bestimmtheit kein Licht gesehen hatten. In gleichmäßig diffus leuch-

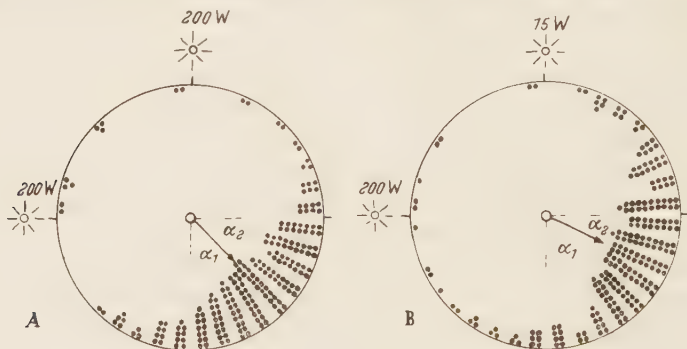


Abb. 19 A u. B. Zweilichterversuch mit negativ phototaktischen Jungameisen. A Zwei Lichtquellen gleicher Stärke leuchten. Die Ameisen laufen im Mittel $1^\circ \pm 2,1^\circ$ rechts von der Richtung der Winkelhalbierenden. $\alpha_1 : \alpha_2 = 1 : 1$. B Zwei Lichtquellen von verschiedener Stärke (200 und 15 W) leuchten. Die Ameisen laufen in diesem Fall $19^\circ \pm 3,1^\circ$ links von der Richtung der Winkelhalbierenden $\alpha_1 : \alpha_2 = 2,5 : 1$

tender Umgebung¹ (Abb. 4) strahlten in 100 cm Abstand in 30° Höhe zwei 90° gegeneinander versetzte Lichtquellen auf die Arena. Die Jungtiere wurden einzeln nacheinander in die Arenamitte gesetzt und ihre Laufrichtungen registriert. Bei der 1. Versuchsreihe waren die beiden Lichtquellen gleich stark (je 200 W Glühbirne). Die Ameisen liefen in diesem Fall in der Richtung der Winkelhalbierenden (Abb. 19 A). In zwei weiteren Versuchsreihen wurde jeweils eine der beiden Lichtquellen durch ein 20mal schwächere (15 W) ersetzt. Das sinngemäß übereinander eingetragene Gesamtergebnis dieser beiden Reihen ist in dem Diagramm Abb. 19 B dargestellt. Die Wirkung der stärkeren Lichtquelle ist unverkennbar größer als die der schwächeren (etwa 2,5mal), d. h., daß der Winkelabstand zwischen der Fixierrichtung der negativen Phototaxis und der Reizrichtung der schwächeren Lichtquelle rund 2,5mal größer ist, als bei der stärkeren Lichtquelle (vgl. Abb. 19).

Die schwächere Lichtquelle mit dem größeren Winkelabstand kompensiert die Wirkung der stärkeren Lichtquelle mit dem kleineren Winkelabstand. Daraus folgt, daß die Stärke der phototaktischen

¹ Prüfung mit Photozelle.

Orientierungsreaktion so bestimmt von der *Reizstärke* und der *Reizrichtung* abhängt. Um genaue funktionelle Beziehungen zu erhalten, müßte jeweils die unbekannte Wirkung einer dieser beiden Reizeigenschaften eliminiert werden. Die bisher veröffentlichten Meßdaten (insbesondere DOLLY und WIERDA 1929 und LÜDTKE 1935) sind dafür noch zu unvollständig. Wir können daher bis jetzt einzig sagen, daß mit zunehmendem Winkelabstand von der Fixierrichtung wenigstens in einem bestimmten Winkelbereich die Reaktionsstärke zunimmt, und daß sie außerdem auch mit der Reizstärke wächst.

b) Die Drehtendenzvergleichsmessung. Bei dieser Messung wird die von Arthropoden (KÜHN 1914, 1929; SCHÖNE 1950) aber auch von Wirbeltieren (v. HOLST 1935) bekannte Tatsache benützt, daß sich Dreherregungen verschiedener Herkunft zentral überlagern und im Grenzfall gegenseitig kompensieren können. Damit sind quantitative Bestimmungen durch Erregungsvergleich möglich. Der Ort oder die Instanz wo diese Überlagerung stattfindet heißt Lagezentrum (v. HOLST 1950; BIRUKOW 1954). Die in das Lagezentrum einfließenden afferenten Dreherregungen werden Drehtendenzen (v. HOLST 1950; BIRUKOW 1954) genannt.

Messungen phototaktischer Drehtendenzen nach dieser Methode sind von der Lichtrückeneinstellung der Fische (*Crenilabrus*: v. HOLST 1935), der positiven Phototaxis der Stabheuschrecken (*Dixippus*: YAGI 1927) und der Termiten (*Calotermes*: RICHARD 1950) sowie der negativen Phototaxis der Schnecken (*Agriolimax*: CROZIER und WOLF 1929) bekannt geworden. In allen diesen Fällen wurde mit statischen (geotaktischen) Dreherregungen kompensiert, und jedesmal war die Stärke der phototaktischen Drehtendenzen wie beim Zweilichterversuch von der Reizstärke und der Reizrichtung abhängig.

Ameisen zeigen im Konfliktfall zwischen geotaktischer und phototaktischer Grundorientierung eine starke Neigung zur Kompromißwahl. Daher sind sie für eine Drehtendenzvergleichsmessung besonders geeignet.

Methode. Die dem Nest entnommenen Ameisen orientieren sich vorwiegend positiv geotaktisch. Seitliche Lichtreize können sie von ihrer Laufrichtung

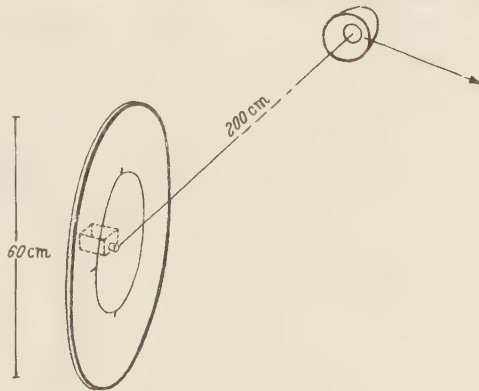


Abb. 20. Versuchsanordnung für die Drehtendenzvergleichsmessung. Nähere Erläuterungen im Text

ablenken. Der Winkelbetrag dieser Ablenkung dient als Maß für die relative Stärke der phototaktischen Drehtendenz unter den betreffenden optischen Reizbedingungen.

Als Lauffläche dient eine runde lotrecht stehende Weichfaserplatte von 60 cm Durchmesser (Abb. 20). Hinter der Platte hängt ein Kästchen mit den Ameisen, die durch ein Mittelloch die Plattenmitte betreten können. Ein Teilkreis auf der Platte erlaubt die Registrierung der Laufrichtungen. Beleuchtet wird aus verschiedenen Raumrichtungen mit Glühfadenbirnen verschiedener Stärke (200, 100, 15 W) aus 200 cm Abstand. Die ganze Anlage steht in einer Dunkelkammer. Vor den Versuchen wird mit einer Photozelle die Gleichmäßigkeit des diffusen Reflexionslichtes überprüft.

Ergebnisse. Bei den ersten Versuchen sah die aus dem Mittelloch kommende Ameise die stärkste Lichtquelle (200 W) dicht am Horizont. Die Richtung der Lichtstrahlen schloß mit der Richtung der Schwerkraft einen Winkel von 90° ein (wie in Abb. 20). Die Mehrzahl der aus dem Kästchen kommenden Ameisen waren negativ phototaktisch und gleichzeitig positiv geotaktisch. Wie im Zweilichterversuch (Abb. 19) wählten die Ameisen in diesem Konfliktsfall zwischen zwei Laufrichtungen eine Kompromißrichtung, und zwar ziemlich genau die Richtung der Winkelhalbierenden (Abb. 21 A). Zwischen den Ergebnissen von drei solchen Versuchen mit je über 100 Ameisen waren keine signifikanten Richtungsunterschiede nachzuweisen.

Wie aus der in Abb. 21 A wiedergegebenen Laufrichtungsverteilung zu ersehen ist, wählte ein kleiner Teil der Tiere die Kompromißrichtung zwischen der negativen Geotaxis und der positiven Phototaxis. Weitere bevorzugte Laufrichtungen waren unter diesen Bedingungen nicht mit Sicherheit nachzuweisen.

Das ausschließliche oder zumindest fast ausschließliche Vorherrschen der Kompromißwahl bei diesen Versuchen läßt deutlich eine bemerkenswerte Tatsache erkennen. Die jeweils beiden Grundorientierungsmöglichkeiten nach Schwerkraft und Lichtquelle werden nicht in zufälligen Kombinationen benutzt, der positiven Phototaxis ist die negative Geotaxis zugeordnet und umgekehrt¹. Es folgten allerdings sowohl in den vorhergehend beschriebenen Versuchen als auch in den unten folgenden ganz vereinzelt Ameisen nicht diesem Zuordnungsschema. Die geringe Zahl dieser bis jetzt registrierten Ausnahmestiere erlaubt noch keine Entscheidung darüber, ob hier Irrläufe oder echte Ausnahmekombinationen von Grundorientierungsmöglichkeiten vorliegen.

Ein biologischer Sinn der Taxiszuordnung ist unschwer zu erkennen: Die Aussichten in das Nest oder ins Freie zu kommen sind bei dem vorliegenden Zuordnungsschema am größten.

Eine Untersuchung über die Verbreitung der Taxiszuordnungen innerhalb der Insekten gibt es leider noch nicht. Von den bisher ver-

¹ Das, was hier zuordnet, kann vorläufig nur sehr allgemein als „Stimmung“ bezeichnet werden.

öffentlichten weit verstreuten Einzelbeispielen sollen einige genannt werden: Gleichzeitig positiv phototaktisch und negativ geotaktisch reagieren unter bestimmten Bedingungen Termiten (*Calotermes*: vor dem Hochzeitsflug; RICHARD 1950). Gelbrandkäfer (*Dytiscus*: ZEISER

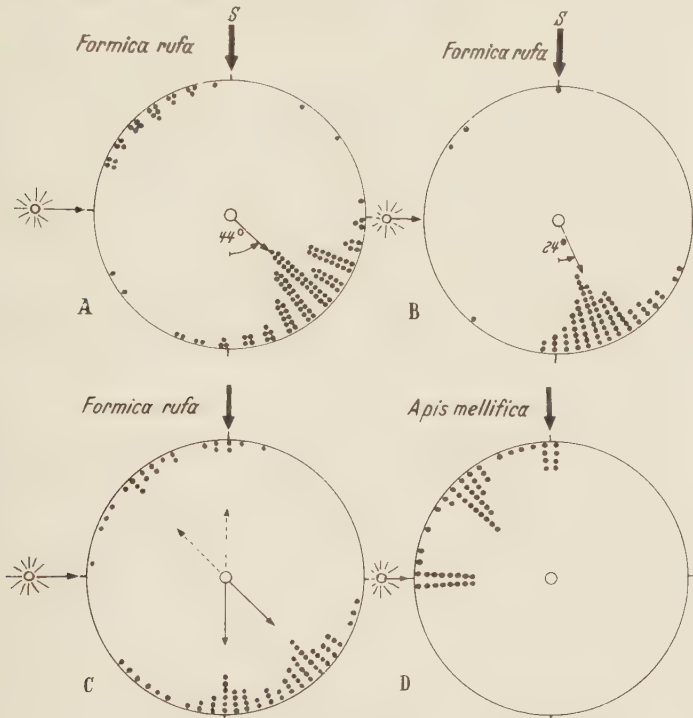


Abb. 21 A—D. Versuchsbeispiele für die Drehtendenzvergleichsmessung. Die Richtung des Schwerelotes wird jeweils durch einen breiten Pfeil angegeben. Die Punkte in den Diagrammen A, B und D kennzeichnen die Laufrichtung von je 1 Tier, die Punkte in C die von je 3 Tieren. Die Pfeile in den Diagrammen zeigen in den Richtungen der Mittel oder der Modalwerte. A Die Lichtstrahlen streifen die senkrecht stehende Laufläche, die Lichtquelle steht demnach für die Ameisen 0° hoch. B Die Versuchsbedingungen sind sonst wie bei A, nur steht jetzt die Lichtquelle 45° hoch in Bezug auf die Laufläche. C Die Lichtstrahlen streifen wie in A die Laufläche, doch ist die Stärke der seitlichen Beleuchtung um $\frac{1}{200}$ vermindert (15-W-Birne statt 200 W). D Grundsätzlich gleich wie die Ameise reagiert die Honigbiene (BOCH). Die Strahlen der Lichtquelle (5 W in 18 m Entfernung) streifen wie in A und C die Laufläche

1934) und Schmetterlingsraupen (*Lymantria*: LAMMERT 1926) usw. In diesem Zusammenhang ist auch darauf hinzuweisen, daß die Biene (*Apis mellifica*), die zum Futterplatz auf die Sonne zufliegt, im Stock nach oben tanzt, die zum Futterplatz von der Sonne wegfliegende jedoch nach unten (v. FRISCH 1946a, b). Wir stellen hier also eine zumindest formale Übereinstimmung von Taxiszuordnung und Transponierschlüssel fest.

Der Lauf in der Richtung der Winkelhalbierenden (Abb. 21 A) bedeutet Gleichheit der geotaktischen und der phototaktischen Drehtendenzen bei einer Ablenkung von 45° von der dreherregungsfreien Grundlaufrichtung. Es ist äußerst unwahrscheinlich, daß die völlig willkürlich gewählte Lampenhelligkeit Ursache dieser Gleichheit sein kann. Ich prüfte daher die naheliegende Vermutung der Helligkeitsunabhängigkeit der Drehtendenzen mit Lichtquellen abnehmender Leuchtkraft. Leuchtete an Stelle der 200 W-Glühlampe eine solche von 100 W, dann änderte sich der Richtungswinkel der Kompromißwahl nicht, etwa $\frac{1}{4}$ der Tiere orientierte sich jedoch allein geotaktisch, so daß die Verteilung der nach unten führenden Laufrichtungen 2 Gipfel bekam. Wurde schließlich die 100 W-Glühlampe durch eine solche von 15 W ersetzt, dann waren diese beiden Gipfel nahezu gleich groß. Die registrierende Verteilung einer größeren Zahl von Laufrichtungen unter diesen letzteren Bedingungen ist in Abb. 21 C wiedergegeben. Wie daraus zu entnehmen ist, hat auch die Verteilung der nach oben strebenden Ameisen 2 Gipfel bekommen.

Nach einer weiteren Verminderung der seitlichen Beleuchtungsstärke durch Abstandsvergrößerung zur Lichtquelle von 2 auf 4 m orientierten sich von 48 Ameisen 35 allein nach der Schwerkraft und nur noch 13 liefen in der Richtung der Winkelhalbierenden. Wie nicht anders zu erwarten, waren dann schließlich bei Rotbeleuchtung senkrecht auf die Laufläche nur noch die Gipfel der Schwerkraftorientierung in der Verteilung der Laufrichtungen nachzuweisen. Die Ameisen liefen in diesem Falle in der Masse nach unten und nur ein kleiner Teil nach oben (in einem Versuch 111 nach unten und 30 nach oben).

Diese Versuche zeigen, daß die Stärke der phototaktischen Drehtendenz von der Reizstärke unabhängig ist. Die Drehtendenzen gehorchen, wie sehr schön aus den beiden Gipfeln der Verteilung in Abb. 21 C zu entnehmen ist, einem „Alles-oder-Nichts-Gesetz“, sie sind entweder in voller Stärke da oder nicht nachzuweisen. Genaue quantitative Untersuchungen über die Abhängigkeiten der Schwellenwerte für das Auftreten der Drehtendenzen von der Lichtstärke oder anderen Faktoren fehlen noch.

Unabhängigkeit der Drehtendenz von der Lichtstärke gibt es nicht nur bei den Ameisen. Durch Vergleichsversuche von BOCH konnte sie auch bei der Honigbiene nachgewiesen werden. Im Gegensatz zu den Ameisen war bei der Biene die Neigung zur Alternativwahl größer. Verteilungen von Laufrichtungen mit nur je einem Gipfel in einer Kompromißrichtung wie bei den Ameisen (Abb. 21 A) waren bisher nicht nachzuweisen. In Abb. 21 D ist ein typisches Versuchsergebnis wiedergegeben. Die Bienen liefen bei diesem Versuch wie die Ameisen an einer lotrecht stehenden Weichfaserplatte. Die Richtung, in der die Bienen

die Lichtquelle (25 W in 18 m Entfernung) sahen, war gleich wie bei den oben beschriebenen Ameisenversuchen (Abb. 20). Die Verteilung der Bienenlaufrichtungen (Abb. 21 D) hat drei Gipfel, einen auf die Lichtquelle zu, einen von der Schwerkraft weg und einen dazwischen in der Richtung der Winkelhalbierenden. Änderung der Helligkeit änderte nicht die Lage der drei Gipfel, sondern ähnlich wie bei den Ameisen allein ihre relative Höhe.

Im Gegensatz zu der Unabhängigkeit von der Reizstärke ist die Stärke der phototaktischen Drehtendenzen in hohem Maße von der Reizrichtung abhängig. Besonders anschaulich ergibt sich diese Tatsache aus dem Vergleich der drei Diagramme in Abb. 21. Die Wirkungsrichtungen von Licht und Schwerkraft schlossen in allen 3 Fällen einen Winkel von 90° ein. Wird allein die Reizstärke verändert, dann bleibt, wie schon beschrieben, die mittlere Laufrichtung der den Kompromiß wählenden Ameisen unverändert (Abb. 21 A, C). Ändert sich dagegen die Höhe des Reizlichtes unter sonst gleichen Bedingungen von 0 auf 45° , dann verschiebt sich der Gipfel der den Kompromiß wählenden Ameisen (Abb. 21 B). Die Ablenkung von der Schwerkraft, d. h. die Stärke der Drehtendenz wird erheblich kleiner (um rund die Hälfte). Die Verteilung der Laufrichtungen in dem Diagramm B hat also gerade dort einen Gipfel, wo die Verteilung in dem Diagramm C ein Minimum besitzt.

Die Verteilung der Laufrichtungen in Abb. 21 B ist ein typisches Beispiel aus 2 Versuchsreihen zur Ermittlung der wichtigsten funktionellen Beziehungen zwischen Reizrichtung und Drehtendenzstärke.

In der 1. Versuchsreihe wurde nach der Abhängigkeit von der Winkelhöhe des Reizlichtes über der Lauffläche gefragt. Die Lichtquelle wurde von Versuch zu Versuch auf einer Kreisbahn in der Richtung des Pfeiles in Abb. 20 auf die Stelle des Ameisenzenites zu gestellt. Der Winkel zwischen der Wirkungsrichtung des Lichtes und der Schwerkraft blieb dabei 90° . Aus insgesamt 1125 registrierten Laufrichtungen bei verschiedenen Winkelhöhen des Reizlichtes wurden 11 Mittelwerte errechnet, deren Lage durch Punkte in Abb. 22 A wiedergegeben ist. Mit der „Methode der kleinsten Quadrate“ wurde die dieser Punktreihe bestangepaßte Gerade gefunden und in das Koordinatenkreuz eingetragen. Die Stärke der phototaktischen Drehtendenzen, gemessen mit der Ablenkung von der Schwerkraftlaufrichtung (Ordinate in Abb. 22 A), nimmt also mit der Höhe des Reizlichtes kontinuierlich ab und ist selbstverständlich null, wenn die Lichtquelle senkrecht über der Ameise steht.

In der 2. Versuchsreihe blieb die Winkelhöhe des Reizlichtes in bezug auf die Lauffläche der Ameisen konstant 30° . Die Lichtquelle wurde von Versuch zu Versuch auf einem Kreis parallel zu dem senkrecht stehenden Horizont der Ameisen verschoben, so daß die Ameisen

aus verschiedenen Richtungen zwischen Indifferenz- und Fixierrichtung gereizt wurden. Das Gesamtergebn, 13 Mittelwerte von 603 gemessenen Laufrichtungen ist in Abb. 22 B dargestellt. Durch die Punktreihe der Mittelwerte führt dort eine nach Augenmaß gezeichnete Linie. Die Lage der Mittelwerte zeigt, daß die Stärke der Drehtendenz in der Mitte zwischen der Fixier- (F) und der Indifferenzrichtung (I) ein Maximum hat, von welchem sie nach beiden Seiten bis zu den dreherregungsfreien Reizrichtungen (F und I) abfällt. Die angenommene Geradlinigkeit

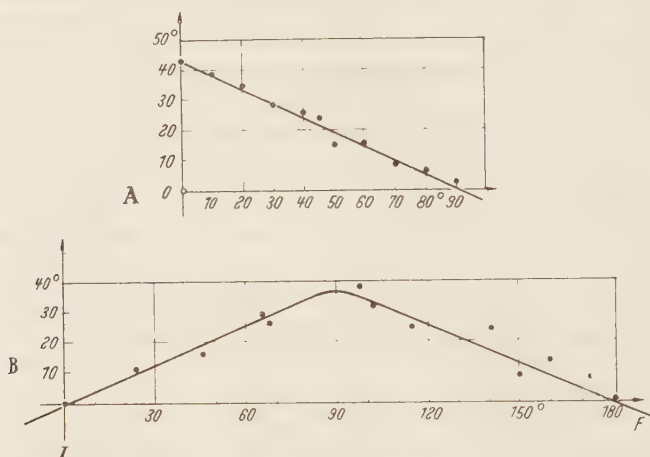


Abb. 22 A u. B. Die Abhängigkeit der Drehtendenzstärke von der Reizrichtung. A Abhängigkeit von der Winkelhöhe des Reizlichtes über der Laufläche der Ameise. Schwerkraft und Licht wirken im Winkel von 90° zueinander. Ordinate: Ablenkung von der dreherregungsfreien Laufrichtung der positiven Geotaxis durch das Reizlicht. Abszisse: Winkelhöhe des Reizlichtes. B Abhängigkeit von dem Richtungswinkel eines 30° hohen Reizlichtes. Ordinate: Wie bei A. Abszisse: Winkelbereich zwischen der Indifferenz- (I) und der Fixierrichtung (F). Die Punkte sind die Mittelwerte der Messungen

der beiden Kurventeile rechts und links von dem Maximum ist der wenigen Meßwerte wegen noch nicht sicher.

c) Die Drehimpulsmessung. Hier wird nicht wie bei den beiden vorhergehenden Methoden Erregung zentral kompensiert, sondern die Wirkung der Dreherregung auf die Drehbewegung quantitativ untersucht. Versuche an Ameisen fehlen, doch sind von anderen Insekten Angaben veröffentlicht worden, die Vergleiche mit den Drehtendenzmessungen bei den Ameisen erlauben.

Wir wissen, daß Glühwürmchen (Photinus: MAST 1912) sich nach einem Lichtblitz um einen Winkelbetrag drehen, der gleich der Winkeldifferenz zwischen Reiz- und Fixierrichtung ist. Die Reaktionsstärke (als Bewegung gemessen) nimmt hier also wie bei den Ameisen (als Drehtendenz gemessen) mit zunehmendem Abstand von der Fixierrichtung zu. Zu einer gleichen Beziehung zwischen Bewegungsgröße

und Reizort kam MITTELSTAEDT (1952, 1954) bei der Analyse des Fangschlages der Gottesanbeterin (Mantidae).

Die Reaktionen in dem gesamten Winkelbereich zwischen Fixier- und Indifferenzrichtung wurden bisher nur bei der Lichtrückenreaktion der *Acilius*-Larve (Dytiscidae: SCHÖNE 1951) mit Hilfe einer Drehimpulsmessung quantitativ untersucht. Die Beziehung zwischen den verschiedenen Reizrichtungen und den an der Bahnkrümmung gemessenen Reaktionsstärken gleicht weitgehend der mit der Drehtendenzmessung gewonnenen bei den Ameisen. Wir haben auch in diesem Fall ein Maximum der Reaktionsstärke zwischen Fixier- und Indifferenzrichtung.

3. Der Fixier- und der Koordinationsmechanismus

Gefragt wird zunächst nach der Ursache der verschiedenen Reaktionsstärken bei Reizung verschiedener Augenteile. Arbeiten von DOLLY und WIERDA (1929) an *Eristalis* und von LÜDTKE (1935) an *Notonecta* führten zu der weit verbreiteten Auffassung (CHAUVIN 1949; WIGGLESWORTH 1950; LÜDTKE 1953; SCHNEIRLA 1953), daß die Unterschiede der Reaktionsstärken eine Folge der verschiedenen Empfindlichkeit von Ommatidien seien. Befunde, die diese Auffassung wahrscheinlicher machen als irgendeine andere, gibt es nicht.

Speziell für *Eristalis* wies MITTELSTAEDT (1949) nach, daß in erster Linie das die Lokalzeichen auswertende Nervensystem Ursache der verschiedenen Reaktionsstärken ist. Auch für *Notonecta* läßt sich obige Auffassung kaum noch halten, nachdem durch quantitative Untersuchungen der Retinomotorik (LÜDTKE 1953) die Empfindlichkeitsverteilung im Auge bekannt ist. Diese Verteilung deckt sich nicht annähernd mit der Verteilung der Reaktionsstärken. So befindet sich z. B. im Bereich der Fixierstelle, dem Minimum der Reaktionsstärke ein Maximum der Empfindlichkeit.

In ähnlicher Weise müssen die Versuchsergebnisse mit der phototaktischen Grundorientierung der Ameisen und der Bienen gedeutet werden. Es ist doch kaum vorzustellen, wie eine helligkeitsunabhängige Größe, als die sich die Drehtendenz erwies, empfindlichkeitsabhängig sein kann.

Es muß also vor dem Lagezentrum noch eine nervöse Instanz liegen, deren Aufgabe es ist, die verschiedenen durch Reizung der Sinneszellen entstehenden Primärerregungen entsprechend ihrer räumlichen Herkunft verschieden zu bewerten (Telotaxis: KÜHN 1919). Allein mit dem Bewerten nach Raumrichtungen ist es noch nicht getan. Meist treffen ja Lichtreize aus allen Raumrichtungen auf das Insekt. Die Eindeutigkeit der Reaktion in bezug auf die hellste Stelle setzt dann voraus, daß sämtliche Primärerregungen einer Gesamtauswertung zugeführt werden

sie müssen auch nach ihrer Stärke bewertet und untereinander verglichen werden (Tropotaxis: KÜHN 1919). Für die nervöse Instanz, welche die Primärerregungen nach Herkunft und Stärke bewertet und untereinander vergleicht, wird die Bezeichnung *Integrationszentrum (IZ)* gewählt. Unter Integration wird dabei das zentralnervöse „Verrechnen“ vieler räumlich oder räumlich und zeitlich verteilter nervöser Er-

regungen zu einem Gesamtergebnis verstanden.

Ein im vorigen Kapitel aufgetretener „Widerspruch“ muß als die Folge einer Leistung des IZ angesehen werden. Beim Zweilichterversuch erwies sich Reizstärke und Reizrichtung als wirksam (1), bei der Drehtendenzmessung aber nur die Reizrichtung (2.) Aus 1 folgt wieder wie oben die Bewertung der Primärerregungen nach Herkunft und Stärke. Ist jedoch ein bestimmtes Erregungsmuster gegeben (2), dann wird ihm unabhängig von der Reizstärke nur eine Dreherregungsstärke zugeordnet. Im einzelnen bedarf die Arbeitsweise des IZ noch zahlreicher Untersuchungen bis für jedes beliebig gegebene Reizmuster Stärke und Drehsinn der Reaktion vorausgesagt werden können.

Auge und Integrationszentrum bilden zusammen einen angeborenen neurosensorischen Mechanismus, der in Analogie zu dem angeborenen auslösenden Mechanismus (AAM: LORENZ 1952; TINBERGEN 1952) *Fixiermechanismus* genannt werden kann. Inwieweit der Fixiermechanismus ein echter AAM ist, wage ich nicht zu entscheiden. Die Ähnlichkeit ist zumindest sehr groß.

Dem Lagezentrum schließt sich als nächste nervöse Instanz auf dem Erregungsweg der *Koordinationsmechanismus* der Beinbewegung an. Die Begründung dieser Behauptung wird über die Frage nach der nervösen Natur der Dreherregung gefunden:

Wird einem Arthropoden eine Schlundkommissur durchtrennt, dann ist Kreisgang nach der gesunden Seite die Folge (Literatur: v. BUDDENBROCK 1953). Ursache des Kreisganges ist keine Koordinationsstörung der Beinbewegung (BALDUS 1927 u. a.), es fehlt lediglich einseitig eine bestimmte Menge nervöser Erregung, wie durch elektrische Reizung nachzuweisen ist. Durch entsprechende Reizung

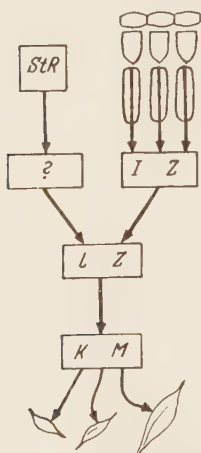


Abb. 23. Die Erregungswege der phototaktischen und der geotaktischen Grundorientierung. Schema. Es bedeuten von oben nach unten: *StR* Sratorezeptor, drei Ommatidien Photorezeptor, *IZ* Integrationszentrum, *LZ* Lagezentrum, *KM* Koordinationsmechanismus der Beinbewegung. Pfeile von den Rezeptoren bedeuten die Primärerregungen, Pfeile nach *LZ* die Drehtendenzen, Pfeil nach *KM* den Drehimpuls und Pfeile zu den Muskeln die Einzelpulse

läßt sich dieser Fehlbetrag nicht nur kompensieren, sondern sogar überkompensieren, so daß Kreisgang nach der operierten Seite auftritt (JORDAN 1911 a, b; HERTER 1932).

Dreherregung ist demnach aufzufassen als die Differenz zweier nervöser Impulsströme¹. Diese können aber nicht direkt Ursache der komplizierten Muskelbewegungen beim Drehen sein, es muß dazwischen ein Koordinationsmechanismus liegen.

Mit dem Koordinationsmechanismus der Beinbewegung von Insekten haben sich zwar schon viele Autoren beschäftigt (u. a. BUDDENBROCK 1921; v. HOLST 1935; PRINGLE 1939, 1940), doch ist das Bild noch zu unvollständig, als daß es zur Zeit schon möglich wäre, die nervösen Vorgänge zu beschreiben, die von der Dreherregung zu der Drehbewegung führen.

Auf dem Erregungsweg der phototaktischen Grundorientierung liegen also mindestens drei nervöse Instanzen, das Integrationszentrum, das Lagezentrum und der Koordinationsmechanismus der Beinbewegung (Abb. 23). Unter anderem ist der physiologische Zusammenhang zwischen positiver und negativer Phototaxis noch völlig unbekannt ebenso die Art und Weise, in der eine unbekannte Instanz jeweils eine dieser beiden Orientierungsweisen „stimmungsabhängig“ zum Einsatz bringt.

D. Die Vorgänge beim Übergang von der Grundorientierung zur menotaktischen Hin- und Rückorientierung

Die bisherigen Ausführungen behandelten nur die Orientierungsleistungen von Ameisen, die keine Gelegenheit hatten, in der beim Versuch gebotenen Umgebung irgendwelche Erfahrungen zu sammeln. Die verschiedenen Orientierungsformen unter diesen Bedingungen wurden unter der Bezeichnung Grundorientierung zusammengefaßt.

Hatte die Ameise Gelegenheit die Umgebung optisch kennenzulernen, dann können alle möglichen Richtungswinkel vorkommen (Menotaxis). Verkehrt die Ameise in hindernisfreiem Gelände zwischen dem Nest und irgendeinem Zielpunkt (z. B. Futterstelle), dann wählt sie in der Regel auf Hin- wie Rückweg den kürzesten Weg zum Ziel oder Nest². Diese Orientierungsform wird menotaktische Hin- und Rückorientierung genannt. Sie ist, soweit bekannt, immer das Ergebnis eines vorangegangenen Lernvorganges.

Es sollen nun diejenigen Vorgänge untersucht und beschrieben werden, die von der Grundorientierung zur menotaktischen Hin- und

¹ Die Möglichkeit, daß es bei Arthropoden qualitativ verschiedene Dreherregungen gibt, ist natürlich nicht auszuschließen, doch liegen dafür bis jetzt keinerlei Anhaltspunkte vor.

² Honigbienen verhalten sich genau so (v. FRISCH und LINDAUER 1955).

Rückorientierung führen. Dabei müssen wir uns aus Mangel an entsprechenden Versuchen auf die Lichtquellenorientierung beschränken.

I. Die Ausgangsbasis für die menotaktische Hin- und Rückorientierung

Eine positive oder negative Phototaxis kann zwar einer ersten vorläufigen Orientierung auf Hin- oder Rückweg dienen, führt aber in den seltensten Fällen zu dem gewünschten Ziel. Irgendein plastisches Verhalten muß es der Ameise möglich machen, schließlich doch noch das



Abb. 24. Typisches Beispiel für orientierungsfreie Suchschleifen. In einem verdunkelten Raum wird eine Tischplatte von einer Lampe seitlich angestrahlt. Eine Ameise wird dem Nest entnommen, bei + ausgesetzt und ihr Weg nachgezeichnet. $\frac{1}{2}$ natürliche Größe. Beispiele für ähnliche Suchschleifen bei anderen Ameisenarten geben GOETSCH 1953 und CARTHY 1951

Nest oder die Puppen (das Futter) zu finden. Ein solches plastisches Verhalten sind die Suchschleifen der Ameisen.

Für das Problem der Orientierung ist es wichtig zu wissen, in welcher Beziehung die Ameise beim Suchgang zur Lichtquelle steht. Wird die Lichtquelle fixiert oder werden die Lichtreize in irgendeiner anderen Weise zentral weiterverarbeitet?

Wird die Lichtquelle auch nur ab und zu mit einer bestimmten

Stelle des Auges fixiert, dann dürfen die Suchläufe nicht gleichmäßig nach allen Seiten führen, es muß eine Richtung bevorzugt sein. Die beiden einzigen bisher nachweisbaren Vorzugsrichtungen waren die zum Licht hin oder von ihm weg (Grundorientierung). Die entsprechenden Versuche sind schon beschrieben worden.

Es kann vorkommen, daß die Suchschleifen so gleichmäßig nach allen Seiten führen, daß selbst mit vielen Meßwerten eine Vorzugsrichtung nicht mehr nachzuweisen ist (wie z. B. in Abb. 17 C). Verfolgt man ein Einzeltier wie in Abb. 24, dann kann man feststellen, daß geradlinige Läufe fast völlig fehlen. Von einem bevorzugten Fixieren mit einer bestimmten Augenstelle kann daher nicht mehr die Rede sein. Sollte die Lichtquelle überhaupt fixiert werden, dann kann das nur sehr kurzzeitig geschehen und immer wieder mit einem anderen Augenteil. Ein einfaches Experiment führt weiter.

Fixiert eine Ameise eine künstliche Lichtquelle in irgendeiner Richtung und läßt man statt dieser Lichtquelle eine zweite 90° rechts oder

links von ihr aufleuchten, dann wendet sich die Ameise in allen Fällen sofort nach der gleichen Seite, nach der die Lichtquelle verstellt worden war. Wird das gleiche Experiment mit einer Ameise durchgeführt, die Suchschleifen beschreibt, dann ist von einer solchen Beziehung nichts nachzuweisen. Fünf verschiedene Ameisen wendeten in 100 Fällen unmittelbar nach Verstellen der Lichtquelle um 90° in 52 Fällen nach der Seite des neuen Lichtes und in 48 Fällen nach der anderen Seite. Kurzzeitiges Fixieren kann demnach, wenn überhaupt, dann nur höchst selten während der Suchschleifen vorkommen.

Außenreize verursachen nach diesen Versuchen nicht die wechselnden Drehbewegungen während der Suchschleifen. Die Drehwechsel sind spontan (zentral verursacht).

II. Die Anfangsfehler der menotaktischen Hin- und Rückorientierung

Es ist leicht einzusehen, daß eine Ameise nach dem ersten Auffinden des Zielortes durch Suchen die Richtung der Luftlinie nicht so gut kennen kann wie nach einer großen Anzahl von Besuchen. Die auf noch unvollkommener Selbstdressur beruhenden Fehler werden Anfangsfehler genannt.

Diese Anfangsfehler sind eine schnell vorübergehende Erscheinung, der draußen unter natürlichen Bedingungen wahrscheinlich keine große Bedeutung zukommt. Für uns sind sie von Wichtigkeit, da sie gewisse Rückschlüsse auf die zugrunde liegenden nervösen Vorgänge zulassen.

Bei den vielen im Rahmen der Gesamtuntersuchungen durchzuführenden Dressuren fiel auf, daß die ersten zielgerichtet laufenden Ameisen oft systematisch nach rechts oder links abweichen. Eine bestimmte Beziehung dieser Fehler zu der Richtung der orientierungsgebenden Lichtquelle war bald unverkennbar. Insbesondere traten immer dann keine systematischen Abweichungen auf, wenn die Lichtquelle genau vor oder hinter der Zielrichtung stand.

Dem Zweck der genauen Anfangsfehlerbestimmung diene die Versuchsanordnung in Abb. 25 A. Im Sand stehende Glasstreifen zwangen die Ameisen, den Rückmarsch von den Puppen (P) an einer Engstelle zu beginnen. So konnte mit Hilfe von zwei Teilkreisen (T_1 und T_2) die Hin- und Rückweglaufrichtungen mit gleicher Güte bestimmt werden. Nach dem Einsetzen der Ameisen und Puppen in die Arena wurde gewartet bis die ersten Arbeiterinnen schleifenfrei und ohne zu zögern zu den Puppen oder dem Nest marschierten. Die Laufrichtungen dieser Arbeiterinnen wurden registriert. Am Beispiel dreier von zehn Versuchen mit dieser Anordnung können die wesentlichen Merkmale dieser anfänglichen Seitenabweichungen beschrieben werden.

Ist die Richtung vom Nest zu den Puppen so, daß die Ameise die Lichtquelle vorn rechts bis rechts hat, dann weicht sie zu Anfang zu

weit nach rechts ab. Auf dem zugehörigen Rückweg hat sie die zugehörige Lichtquelle links bis links hinten, der entsprechende Anfangsfehler führt dann ebenfalls zu weit nach rechts (Abb. 25 B). Steht die

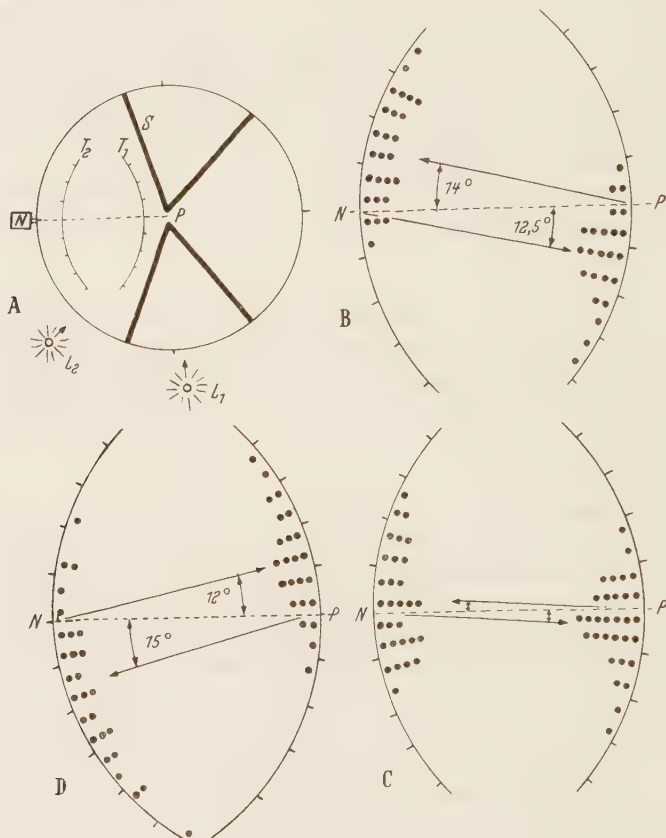


Abb. 25 A—D. Beispiele für Anfangsfehler. A Die Versuchsanordnung. In der Arena stehen Glasstreifen (S). Mit Hilfe von zwei Teilkreisen (T_1 und T_2) werden die Hin- und Rückwegrichtungen bestimmt. P Puppen; N Nest. B Die Sonne steht 86° rechts von der Richtung vom Nest zu den Puppen (L_1 in Diagramm A). Die Punkte bezeichnen die ersten Laufrichtungen nach Dressurbeginn. Auf Hin- und Rückweg weichen die Ameisen um $12,5^\circ \pm 2,4^\circ$ und $13,8^\circ \pm 2,4^\circ$ nach rechts von der Luftlinie ab. C Stichprobe von Laufrichtungen desselben Versuches, jedoch 20 min später. Die Anfangsfehler sind fast verschwunden und betragen im Mittel nur noch $3,6$ und $2,8^\circ$. D Eine künstliche Lichtquelle steht 135° rechts von der Richtung zu den Puppen (L_2 in Diagramm A), sonst gleicht der Versuch dem vorherbeschriebenen. Die Anfangsfehler führen in diesem Fall zu weit nach links ($11,9^\circ \pm 2,6^\circ$ und $14,6^\circ \pm 3,7^\circ$).

Lichtquelle links vorn bis links und auf dem Rückweg rechts hinten bis rechts, dann führt der Fehler die Ameise auf beiden Wegen zu weit nach links. Steht die Lichtquelle auf dem Hinweg rechts hinten, dann führen alle Abweichungen nach links (Abb. 25 D), steht sie auf dem Hinweg links hinten, dann nach rechts. Die Fehler waren immer quali-

tativ gleich, wenn statt der Sonne eine künstliche Lichtquelle geboten wurde und umgekehrt.

Die Gesamtheit dieser Fehler wird am einfachsten mit den Begriffen des vorderen und hinteren Winkelbereiches beschrieben. Im 1. Fall wird damit der Bereich $0^\circ \pm 90^\circ$ in bezug auf die Laufrichtung bezeichnet, im 2. Fall die Restwinkel $180^\circ \pm 90^\circ$. Die Anfangsfehler sind nun immer so gerichtet, daß beim Fixieren im vorderen Winkelbereich die Ameise nach der Richtung der positiven Phototaxis zu Fehler macht und beim Fixieren im hinteren Winkelbereich nach der Richtung der negativen Phototaxis (Abb. 26).

Diese Regel deckt sich mit der oben schon erwähnten Beobachtung, daß die Seite der Abweichung auf Hin- und Rückweg bei einer bestimmten Lichteinstellung immer gleich ist. Da sich außerdem, wie die Versuche ergaben (Beispiele Abb. 25 B), auch die Beträge der Abweichungen auf beiden Wegen gleichen, sind beide Laufrichtungen immer einander entgegengesetzt. Wir dürfen eine gemeinsame Ursache der Fehlerverkleinerung oder der Richtungsänderung von Hin- und Rückweg vermuten.

Bei einem bestimmten Winkel seitlicher Beleuchtung muß die Rechtsabweichung in die Linksabweichung umschlagen (Abb. 26). Die genaue Größe dieses Umschlagwinkels ist noch

nicht bekannt, doch kann jetzt schon gesagt werden, daß seine Lage variiert. Sie ist merkwürdigerweise davon abhängig, ob sich die Ameise auf dem Hin- oder Rückweg befindet. Steht nämlich die Lichtquelle 90° zur Richtung der Luftlinie, dann haben wir auf dem Hinweg eine Abweichung entsprechend wie bei Reizung im vorderen Winkelbereich und auf dem Rückweg wie im hinteren (wie in Abb. 25 B). Diese Verschiebung des Umschlagbereiches in Abhängigkeit von Hin- und Rückweg war bei allen Dressuren mit seitlich stehender Lichtquelle qualitativ erkennbar. Da eine Abhängigkeit von der Seite (rechts oder links) nicht besteht, kommt eine Erklärung durch die Augenmorphologie nicht in Frage. Auf der anderen Seite aber läßt meiner Meinung nach die oben beschriebene Regel von der Richtung der Anfangsfehler (Abb. 26) keine andere Deutung zu, als die, daß die Anfangsfehler nichts anderes sind, als Auswirkungen einer (noch) nicht ausgeschlossenen Grundorientierung.

III. Die Bedeutung von Hin- und Rückweg für den Lernvorgang

Die Exkursion einer Ameise aus dem Nest kann im einfachsten Fall in drei Abschnitte zerlegt werden: Den Hinweg, die Wendung um 180°

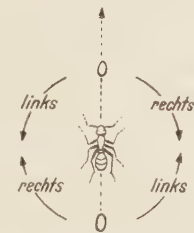


Abb. 26. Die Beziehung der Anfangsfehler zu dem Richtungswinkel der Laufrichtung (gestrichelte Linie). Die Pfeile auf dem Kreis geben an, nach welcher Seite die Ameise zu Anfang abweicht, wenn sie die Lichtquelle im Winkelbereich des Pfeiles fixiert

und den Rückweg. Es soll geprüft werden, ob die Ermittlung der kürzesten Wegstrecke (Luftlinie) sich allein auf dem Hinweg vollzieht, oder ob auch die Erfahrungen des Rückweges mit berücksichtigt werden.

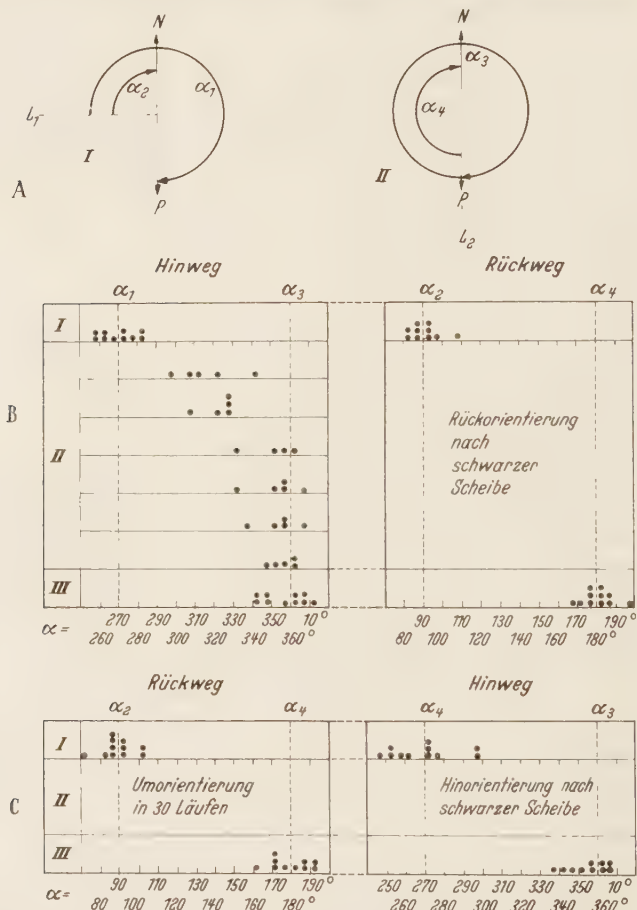


Abb. 27 A—C. Die Bedeutung von Hin- und Rückweg für den Lernvorgang (Ermittlung des Richtungswinkels der Luftlinie). A Schema der Winkelmessungen. I Situation zu Versuchsbeginn; II während und nach der Umdressur. N Nest; P Puppen; L Lichtquelle. B, C Versuchsergebnisse. Auf den Abszissen sind die Richtungswinkel zu den jeweiligen Lichtquellen aufgetragen, auf den Ordinaten die Häufigkeiten der durch Punkte dargestellten Winkelwerte. In B mußte die Ameise während des Hinweges umlernen und in C während des Rückweges. I Laufrichtungen vor dem Umlernen; II während des Umlernens; III nach dem Umlernen

Es wäre auch denkbar, daß beide Wege getrennt erlernt werden. Eng damit verknüpft ist die Frage, ob bei der Wendung um 180° die entsprechende Verschiebung (Transponierung) der Fixierstelle eine angeborene oder erlernte Leistung ist.

Im Experiment wird folgendermaßen vorgegangen (vgl. Abb. 27): Eine Schar Ameisen wird in der Arena unter dem Schirm (Abb. 4) dressiert. Durch im Sand stehende Glasstreifen wie in Abb. 25 wird den Tieren das Zielfinden erleichtert. Die vom Nest auslaufenden Ameisen haben rechts die orientierungsgebende Lichtquelle (Abb. 27 A I). In Nestrichtung ragt über den Arenarand eine schwarze Scheibe, die später bei der Umdressur als Orientierungshilfe dient. Bis auf eine besonders fleißige, gezeichnete Einzelameise werden alle Tiere weggefangen. Von 10 Läufen dieser Ameise werden die Richtungswinkel auf Hin- und Rückweg registriert (Abb. 27 B I). Sie entsprechen im Mittel den Zielrichtungen. Dann bekommt diese Einzelameise zur optischen Rückorientierung nur noch die schwarze Scheibe, während des Hinweges wird die Scheibe entfernt, statt dessen wird als Orientierungsmarke eine zur Umdressur um 90° versetzte Lichtquelle geboten (Abb. 27 A II: L_2). Innerhalb von 30 Läufen hat die Ameise die neue Hinwegrichtung gelernt. In Abb. 27 B II sind in einer Zeile die Richtungswinkel von je fünf aufeinanderfolgenden Läufen eingetragen. Nach dem 30. Lauf werden die Glasstreifen aus der Arena entfernt. Die Lichtquelle wird jetzt auch wieder auf dem Rückweg geboten, jedoch um ein Lernen möglichst auszuschließen nur bis zum Testradius (Abb. 25 A). Die schwarze Scheibe verschwindet ganz. Von 10 (11) Exkursionen nach dem Umdressieren werden unter den eben genannten Bedingungen die Hin- und Rückwegrichtungswinkel zur Lichtquelle registriert (Abb. 27 B III). Aus dem Ergebnis folgt, daß mit der Umdressur allein während des Hinweges die Fixierstelle von Hin- und Rückweg in gleicher Weise verschoben wird.

In einem anderen sonst gleichen Versuch (Abb. 27 C) muß eine Ameise während des Rückweges umlernen. Das Ergebnis dieses Versuches gleicht dem des vorigen, allein mit dem Umlernen während des Rückweges werden auch beide Fixierstellen verschoben.

Beide Versuche wurden noch je zweimal wiederholt. Dabei mußten die Ameisen jedesmal ihre Laufrichtung um 45° ändern. In allen vier Fällen wirkte sich das Umlernen wie oben auf die Verschiebung der Fixierstelle von Hin- und Rückweg in gleicher Weise aus.

Was die Anfangsfehler erst vermuten ließen, folgt aus diesen Versuchen mit zwingender Notwendigkeit, ein und dieselbe zentrale Ursache bestimmt den Ort oder die Verschiebung der Fixierstelle von Hin- und Rückweg. Anders ausgedrückt, die Fixierstelle wird hier beim Wegwechsel ohne unmittelbare Beteiligung von äußeren Erfahrungen um 180° verschoben.

Durch einen weiteren einfachen Versuch, den Kanalversuch, soll nun geklärt werden, ob Erfahrungen in früher Jugend zu dieser Fähigkeit führen oder ob sie von vornherein angeboren vorhanden ist.

Eine größere Anzahl Jungtiere, die bei Dunkelheit ihre Puppenhülle verlassen hatten, wurden durch Farbpunkte gekennzeichnet und dann 3—4 Wochen bei nur kurzzeitig unterbrochener Dunkelheit gehalten. Von diesen Jungtieren war also mit Sicherheit bekannt, daß sie noch keine optischen Exkursionserfahrungen haben sammeln können.

Zu dem eigentlichen Versuch stellte ich die Arena unter den Achteckschirm (Abb. 4). Ein Kanal, von im Sand stehenden Glasstreifen gebildet, führte vom Nest (*N*) zu den Puppen in der Arenamitte (Abb. 28). Im Nest befand sich ein Teil der gezeichneten Jungtiere.

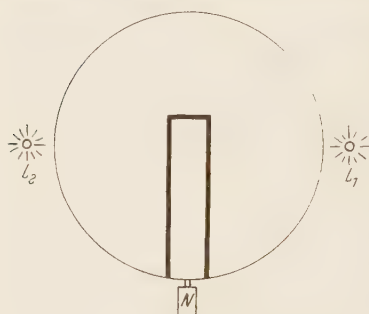


Abb. 28. Arena beim Kanalversuch. Puppen am Ende eines Kanals von im Sand stehenden Glasstreifen; *N* Nest; *L*₁ Lichtquelle bei der Hinwegdressur; *L*₂ Lichtquelle bei der Kontrolle. Weitere Erklärung im Text

Ich wartete bis ein Jungtier anfang Puppen einzutragen. Jedesmal auf dem Hinweg ließ ich rechts von der Ameise eine Glühbirne (200 W, *L*₁ in Abb. 28) aufleuchten. Der Rückweg mußte allein mit dem Tastsinn gefunden werden. Nach etwa zehn solcher Läufe entfernte ich die Glasstreifen. In dem Augenblick, in dem die Ameise die nächste Puppe ergriff, verlöschte wieder die rechte Lichtquelle (*L*₁), statt ihrer leuchtete aber genau gegenüber eine zweite auf (*L*₂ in Abb. 28). Die Ameise, die sich vorher noch nie in ihrem Leben nach einer Lichtquelle rückorientiert hatte, lief nun entgegengesetzt der Richtung zum Nest. Sie hat

also die Lichtquelle (*L*₂) so fixiert, daß sie entsprechend ihrer Hinweg- erfahrung richtig hätte heimkommen müssen. Daß die Rücklauf- richtung mit der Lichtquelle links nicht Zufall, sondern das Ergebnis eines echten Fixiervorganges war, ließ sich leicht durch Stromumschalten von *L*₁ auf *L*₂ (Abb. 28) nachweisen, die Ameise wendete dabei jedes- mal um 180°.

Dieser Versuch konnte mit vier weiteren unerfahrenen Jungtieren wiederholt werden. Die der Hinwegdressur dienende Lichtquelle leuch- tete in zwei der Versuche links und in zweien rechts von dem auslaufen- den Tier. Das Ergebnis dieser vier weiteren Versuche war gleich dem oben ausführlicher beschriebenen.

Die Lichtquellenorientierung ist nur ein Sonderfall von vielen mög- lichen Orientierungsformen bei Hymenopteren. Es ist nicht statthaft, die hier gewonnenen Kenntnisse über die Bedeutung von Hin- und Rück- weg auf andere Orientierungsbedingungen prüfungslos zu übertragen. So wissen wir durch zahlreiche Versuche mit verschiedenen Hymeno- opteren (mit Ameisen: SCHNEIRLA 1934; mit Honigbienen: KALMUS 1937;

mit Honigbienen und Papierwespen: WEISS: 1953, 1954a, b), daß bei der Labyrinthorientierung Hin- und Rückweg von vornherein getrennt erlernt werden müssen. Hummeln, die anfänglich auf gleichem Weg vom und zum Nest flogen, konnten es im Experiment lernen, vom Nest weg auf einem anderen Weg zu fliegen als zurück (WAGNER 1907).

Die sozialen Hymenopteren sind also durchaus imstande, Hin- und Rückweg getrennt zu erlernen. Jedoch haben obige Ameisenversuche gezeigt, daß unter einfachen Orientierungsbedingungen (Fixieren ein und desselben Reizes in einer Richtung) auf diese Fähigkeit verzichtet werden kann. Auf der anderen Seite kann eine kompliziertere Orientierung (im Labyrinth) nicht von vornherein in umgekehrter Folge reproduziert werden. In diesem Fall ist getrenntes Erlernen von Hin- und Rückweg für einen glatten Lauf notwendig.

IV. Die Determination der menotaktischen Fixierstelle

Es ist nun bekannt, wann der Vorgang ablaufen kann, der für die Determination der menotaktischen Fixierstelle verantwortlich ist, und daß am Ende des Vorganges die Fixierstelle so liegt, daß mit ihrer Hilfe auf dem kürzesten Weg das jeweilige Ziel erreicht wird. Es ist erwünscht, einige Einzelheiten über diesen Determinationsvorgang zu erfahren.

Wenn wir nicht einen bisher unbekannten Sinn annehmen wollen, dann kommt für die Ermittlung der Luftlinienrichtung nur die Wahrnehmung der Bewegungsfolge (kinästhetischer Sinn) oder die Wahrnehmung der optischen Reizfolge in Frage. Das Experiment muß die Entscheidung bringen.

Vier Glasstreifen (G) werden, wie in Abb. 29 A dargestellt, in den Arenasand gestellt. Ihre Aufgabe ist es wieder, den Ameisen das Auffinden der Puppen zu erleichtern und die Breite des Abmarschortes zu verringern.

Eine Schar Ameisen wird dressiert, eine künstliche Lichtquelle (L_1 in Abb. 29 A) auf dem Rückweg rechts zu fixieren. Bis auf ein gezeichnetes fleißiges Einzeltier werden alle Ameisen weggefangen. Die Lichtquelle wird dann rechts herum um 50° verstellt (nach L_2 in Abb. 29 A). Die Ameise weicht infolge dieser Verstellung von der Luftlinie nach rechts ab. Die Winkelabweichung α nach dem Verstellen ist weniger als 50° , da noch Teilorientierung nach den Glasstreifen möglich ist.

Im ersten Teil des Experimentes wird der Einzelameise die Lichtquelle (L_2) während 21 Exkursionen nur beim Rückweg das Stück von den Puppen (P in Abb. 29 A) bis zum Arenarand (R) geboten. Bei der Ankunft am Rand wird die Lichtquelle ausgeschaltet. Die Ameise muß dann mit dem Tastsinn ihren Weg bis zum Nest (N) und wieder zu den Puppen (P) finden.

In dem zweiten Teil des Versuches wird die Lichtquelle (L_2) auch nach der Ankunft am Rand (R) der Arena bis zur Ankunft am Nesteingang (N) geboten. Während des Hinweges bleibt sie weiterhin aus-

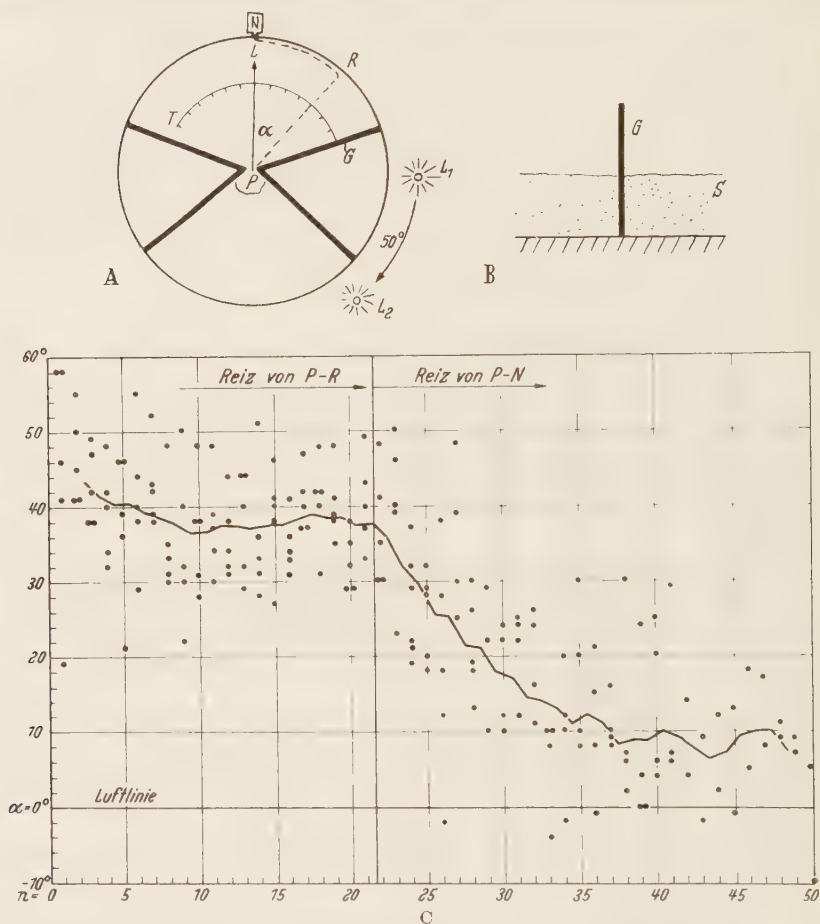


Abb. 29 A—C. Nachweis der Nichtverwendung kinästhetischer Reize beim Finden der Luftlinienrichtung. A und B Versuchsanordnung. Vier Glasstreifen (G) werden in den Arenasand (S) gestellt. P Puppen; N Nest; T Teilkreis zur Richtungsbestimmung; R Arenarand; L Luftlinie zum Nest; α Winkelabweichung von der Richtung der Luftlinie; L Lichtquellen. Weitere Erläuterungen im Text. C Diagramm des Versuchsverlaufes. Auf der Ordinate sind die Abweichungen von der Richtung der Luftlinie aufgetragen. Die Richtung der Luftlinie ist gleich 0° . Auf der Abszissenachse steht die Zahl der Läufe nach Versuchsbeginn. Eine senkrechte Linie grenzt die beiden Teile der Versuche gegeneinander ab. Jeder Punkt entspricht einer Messung. Durch die Punkte führt eine aus ihnen berechnete Kurve

geschaltet. Im ersten wie im zweiten Teil des Versuches wird während des Rückweges jeweils beim unterschreiten des Teilkreises (T) die Abweichung von der Luftlinienrichtung registriert.

Durch diese Versuchsfolge läßt sich die Wirkung der kinästhetischen Reizfolge von der optischen Reizfolge abtrennen. In beiden Teilen des Experimentes ist die kinästhetische Reizfolge die gleiche, die optische Reizfolge dagegen ist im ersten Teil des Experimentes unvollständig, da von der Ankunft am Rand (*R*) bis zum Nest (*N*) kein Lichtreiz geboten wird, so wie das im zweiten Teil des Versuches der Fall ist. Ein Unterschied im Verhalten der Ameisen muß seine Ursache daher in dem Unterschied der optischen Reizfolgen haben.

In dem Diagramm C der Abb. 29 ist das Ergebnis von fünf solchen Versuchen dargestellt. Auf der Ordinate sind die Abweichungen α von der Richtung der Luftlinie in Winkelgraden aufgetragen. Die Richtung der Luftlinie ist gleich 0° . Auf der Abszissenachse stehen die Anzahlen der Läufe nach Versuchsbeginn. Eine senkrechte Linie zwischen dem 21. und 22. Lauf grenzt die beiden Teile des Versuches gegeneinander ab. Die durch die Punkte führende Kurve wurde nach der Methode der gleitenden Durchschnitte (GEBELFEN und HEITE 1951) errechnet. Dabei wurde jeweils über 4 Läufe gemittelt.

Im ersten Teil des Experimentes läuft die Kurve nahezu waagrecht. Ein erster leichter Abfall bis zur 9. Exkursion ist vorhanden. Eine sichere Erklärung für diesen Abfall kann nicht gegeben werden. Die Ameisen fixieren also während der 21 Exkursionen nahezu konstant mit der gleichen Augenstelle und sind unter diesen Bedingungen nicht imstande, die Fixierstelle für den Lauf in der Luftlinie zu finden.

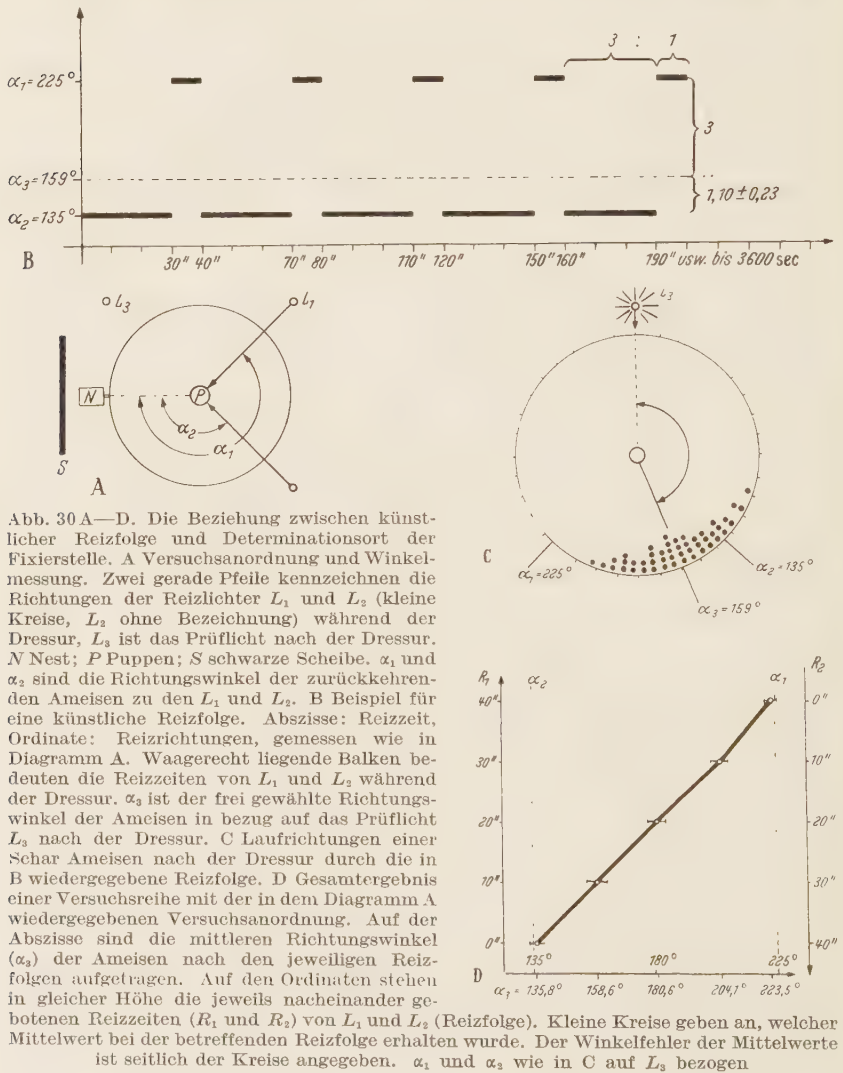
Ganz anders ist der Kurvenverlauf in dem zweiten Teil des Experimentes. Die Kurve fällt rasch auf die Richtung der Luftlinie ab, ohne sie allerdings im Verlauf des Experimentes ganz zu erreichen. Die Ameisen stellten vorher leider ihre Tätigkeit ein.

Was vorher mit der kinästhetischen Reizfolge nicht möglich war, vollzieht sich rasch im zweiten Teil des Experimentes, die Fixierstelle wird so verschoben, daß sich die Laufrichtung immer mehr der Luftlinienrichtung nähert. Primäre Ursache dieser Verschiebung kann nur die Vervollständigung der optischen Reizfolge sein. Mit diesen Experimenten ist zwar die Mitbeteiligung der Bewegungswahrnehmung beim Auffinden der Luftlinie nicht völlig widerlegt, doch kann ihre Bedeutung, wenn sie überhaupt vorhanden ist, nur sehr untergeordnet sein.

Eine optische Reizfolge ist in dem einfachen Fall unseres Experimentes eine Richtungsänderung des Reizes in der Zeit. Es werden nacheinander verschiedene Teile der Retina von dem Lichtbündel getroffen. Eine solche Reizfolge ist die Informationsquelle, mit deren Hilfe das Nervensystem die Fixierstelle für den Lauf in der Luftlinienrichtung findet. Diesen Vorgang wollen wir nun genauer verstehen, d. h. wollen imstande sein, bei gegebener Richtungsänderung des Reizes in der Zeit den Ort der Fixierstelle vorauszusagen. Mit anderen Worten, wir

suchen nach der funktionellen Beziehung zwischen der optischen Reizfolge und der Lage der Fixierstelle nach der Reizung.

Die Analyse der Suchschleifen ist äußerst schwierig, die Reizfolge ist kompliziert und jeder Lauf eines Tieres ist von seinem nächsten oder



dem eines anderen verschieden. Man könnte daran denken, durch Hindernisse der Ameise einen Umweg aufzuzwingen. Das führt aber auch nicht weiter, denn die Ameise merkt sich schnell die Umwegrichtungen und läuft nach Entfernen des Hindernisses so, als wenn es noch

vorhanden wäre. Mit einer künstlichen Reizfolge, bei der der Experimentator selbst durch Versetzen einer Lichtquelle eine ganz bestimmte, von ihm gewünschte Reizfolge verursacht, war ein Lösungsweg gefunden:

Eine Schar Ameisen trägt Puppen ein (von P nach N Abb. 30 A). Zur optischen Orientierung steht eine schwarze Scheibe (S) hinter dem Nest zur Verfügung. Nachdem das Nest auf dem kürzesten Weg gefunden wird, lasse ich 1 Std lang 2 Lichtquellen (L_1 und L_2 , je 200 W-Glühfadenbirnen in 100 cm Entfernung von der Arenamitte) abwechselnd aufleuchten. Die Ameisen befinden sich bei diesen Lichtwechseln sowohl auf dem Hin- als auch auf dem Rückweg. Die schwarze Scheibe bleibt während der Wechselbeleuchtung hinter dem Nest stehen. Der Winkelabstand zwischen den Lichtquellen beträgt 90° .

Durch die Wahl der relativen Reizzeiten von L_1 und L_2 kann die Beschaffenheit der Reizfolge willkürlich verändert werden. An einem Beispiel soll Verlauf und Ergebnis eines solchen Experimentes beschrieben werden.

In dem Diagramm der Abb. 30 B ist die Reizfolge angegeben, die bei dem Versuch auf die Ameisen wirkt. L_1 leuchtet immer 10 sec, dann L_2 30 sec usw. 1 Std lang. Das Verhältnis der Reizzeiten ist also wie 1:3.

Nachdem die Ameisen diesem Reizwechsel ausgesetzt waren, wird die Scheibe (S) entfernt und statt L_1 und L_2 leuchtet L_3 (Abb. 30 A). Die Richtungswinkel, unter welchen die Ameisen zu L_3 laufen, werden α_3 genannt. Die Gesamtheit der gemessenen Richtungswinkel ist in Abb. 30 C wiedergegeben. Ihr Mittel α_3 teilt die Winkeldifferenz zwischen den beiden Dressurreizrichtungen im umgekehrten Verhältnis der Reizzeiten (gestrichelte Linie in Abb. 30 B).

Durch weitere Versuche konnte die Gültigkeit dieser Beziehung jedesmal bestätigt werden. In dem Diagramm D der Abb. 30 ist das Gesamtergebnis einer Versuchsreihe durch eine Kurve dargestellt. In zwei weiteren nicht wiedergegebenen Versuchen mit anderen Reizrichtungen ($L_1 = 90^\circ$, $L_2 = 180^\circ$ und $L_1 = 180^\circ$, $L_2 = 270^\circ$) und jeweils gleichen Reizzeiten von L_1 und L_2 verhielten sich die Ameisen nicht abweichend.

Durch die abwechselnde Reizung mit zwei Lichtquellen wird also zufolge einer zentralen Integration eine Augenstelle Fixierstelle, die vorher von keiner der beiden Lichtquellen gereizt worden war. Im Gegensatz zu dem Integrationsvorgang bei der Grundorientierung (S. 194) werden in diesem Fall die verschiedenen Reizrichtungen gleich stark bewertet. Außerdem kommt über einen Gedächtnisvorgang die Bewertung der Reize nach der Einwirkdauer hinzu. Über die Bedeutung der Reizstärke für diesen Integrationsvorgang ist noch nichts bekannt.

Zur einfachen Beschreibung der funktionellen Beziehung zwischen Reizfolge und darauffolgender Lage der Fixierstelle bedienen wir uns

entweder anschaulich der „Schwerpunktsregel“ oder abstrakt der mathematischen Zeichensprache.

An einem Balken hängen zwei verschiedene Massen (Abb. 31), ihr Abstand voneinander ($A_1 + A_2$) entspricht dem Winkelabstand der beiden Reizrichtungen, ihre Gewichte (G_1 und G_2) den entsprechenden Reizzeiten. Der Schwerpunkt (S) des ganzen Systems entspricht dann der Lage der Fixierstelle nach dem Lernvorgang. Im Sinne dieses mechanischen Modells lautet dann die Schwerpunktsregel: Nach der künstlichen Reizfolge liegt die Fixierstelle dort, wo sich der Schwerpunkt der Reizung in der Zeit befand (vgl. mit den Versuchsergebnissen in Abb. 30 D).

Von der künstlichen Reizfolge ist die natürliche Reizfolge abzugrenzen, bei der durch die Eigenbewegung der Ameise die Richtungs-

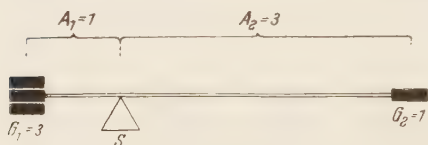


Abb. 31. Modell zur Schwerpunktsregel.
Erklärung im Text

änderung des Reizes in der Zeit verursacht wird. Ein Hauptunterschied zwischen der künstlichen Reizfolge in den oben beschriebenen Versuchen und einer natürlichen Reizfolge besteht darin, daß in ersterer die Richtungsänderung des Reizes

diskontinuierlich, in letzterer dagegen kontinuierlich verläuft. Dementsprechend ist die Berechnung der resultierenden Fixierrichtung α_r verschieden. Bei der künstlichen Reizfolge wird zunächst jede Reizrichtung (α_1, α_2) mit der Einwirkdauer (t_1 und t_2) des Reizes multipliziert. Dann summieren wir diese Produkte und dividieren durch die Gesamtreizdauer ($t_1 + t_2$). Dividiert muß deshalb werden, da es ja nicht auf die Gesamtreizdauer, sondern nur auf die relativen Reizzeiten ankommt.

$$\alpha_r = \frac{\alpha_1 t_1 + \alpha_2 t_2}{t_1 + t_2}. \quad (1)$$

Bei der natürlichen Reizfolge mit kontinuierlicher Richtungsänderung des Reizes wird die Gesamtreizzeit vom Nest bis zum Ziel ($t_Z - t_N$) in viele kleine Zeitabschnitte dt zerlegt und diese mit den zugehörigen Richtungswinkeln α_i multipliziert. Alle Produkte werden wieder summiert und die Summe durch die Gesamtreizzeit ($t_Z - t_N$) dividiert. In der mathematischen Zeichensprache heißt das:

$$\alpha_r = \frac{1}{t_Z - t_N} \int_N^Z \alpha_i dt. \quad (2)$$

Die hier aufgefundene Fähigkeit der Fixierstellendetermination über eine raum-zeitliche Integration reicht aus, die Ermittlung der Luftlinienrichtung bei Ameisen und Bienen zu erklären. Es sind vorläufig

keine zusätzlichen Hypothesen notwendig. Auf der anderen Seite scheint es mir nicht vorstellbar, daß diese Fähigkeit unter natürlichen Bedingungen eine andere Bedeutung haben könnte als die genannte.

An einigen Beispielen kann gezeigt werden, daß das Verhalten nach einer natürlichen Reizfolge mit den Erwartungen auf Grund der Ergebnisse mit künstlichen Reizfolgen übereinstimmt.

Die Kurve in Abb. 29 C fällt im zweiten Teil des Experimentes zuerst rascher und dann langsamer auf die Richtung der Luftlinie zu ab. Das ist zu erwarten, denn die für die Integration wichtige Reizzeit (Laufstrecke) beim Lauf am Arenarand entlang wird mit Annäherung an die Richtung der Luftlinie immer kürzer.

Fliegt eine Biene um einen Berg herum zum Futterplatz, dann gibt sie danach im Stock die Richtung der Luftlinie an (v. FRISCH 1948, 1951). Diese Richtungsangabe ist bei Gültigkeit der von der Ameisenleistung abgeleiteten Gleichung 2 gerade zu erwarten.

Fliegt eine Biene bei Seitenwind zum Futterplatz, dann tanzt sie im Stock in einer Richtung, so als wenn sie ihre Körperachse auf dem Hinweg nicht gegen den Wind angestellt hätte (v. FRISCH und LINDAUER 1954). Unter der Voraussetzung, daß der Biene sowie der Ameise die Reizfolge von Hin- und Rückweg als Informationsquelle für die Richtungsermittlung dient, ist auch dieses Verhalten mit Hilfe der Schwerpunktregel oder den Gleichungen zu verstehen.

Neben der Determination der Fixierstelle über die raum-zeitliche Integration einer Reizfolge gibt es bei Ameisen noch eine zweite Möglichkeit der Determination, nämlich die über richtende Hilfsreize. Eigentlich waren bei den zuletzt beschriebenen Versuchen sogar beide Möglichkeiten verwirklicht. Der richtende Hilfsreiz war in diesem Fall die schwarze Scheibe. Nach ihr richteten sich die Ameisen zuerst, dann kam eine (zwei) Lichtquellen hinzu. Die Ameisen fixierten bald zusätzlich zur Scheibe auch die Lichtquelle in der gebotenen Richtung. Dann konnte die Scheibe entfernt werden, der Lauf blieb zum Nest orientiert.

VOWLES (1954) zeigte, daß bei Ameisen (*Myrmica*) auch Tastreize die Rolle von richtenden Hilfsreizen spielen können. Eine Ameise wird auf eine Lauffläche gesetzt und von hinten angestoßen. Die Reizrichtung einer Lichtquelle wird dabei zur Fixierrichtung determiniert, die Ameise läuft menotaktisch gerichtet vom „Feinde“ weg.

Ein analoger Fall ist von der Honigbiene bekannt. Legt man eine Wabe unserer Honigbiene (*Apis mellifica*) waagrecht mit Sicht auf Sonne und Himmel, dann tanzen die Sammelbienen menotaktisch orientiert nach diesem Orientierungszeichen (v. FRISCH 1946). Andere Bienen (Neulinge) folgen ihnen mit Hilfe des Tastsinnes (Geruchsinnes?) und dabei wird gleichzeitig die Reizstelle des Lichtes zur Fixierstelle determiniert. Diese Form der Determination ist bei der Zwerghonig-

biene (*Apis florea*) der Normalfall (LINDAUER 1956). Bei unserer Honigbiene wird der Determinationsvorgang im Normalfall durch die Winkelübertragung auf die Schwerkraft verkompliziert.

E. Die Kompensationstheorie der Menotaxis

Die Kernfrage der Menotaxis heißt: Wie kommt die jeweilige Fixierstelle zustande? Diese Kernfrage wird in zwei Teilfragen zerlegt, in die nach dem Determinationsgeschehen und in die nach dem Funktionsgefüge nach Vollzug der Determination. Dem Versuch, die zweite Frage wenigstens einer Teilbeantwortung näher zu führen, gehört dieses V. Kapitel.

Bei der optischen Grundorientierung stehen nur zwei Fixierstellen zur Verfügung, bei der Menotaxis (der Ameisen) kann nahezu jede beliebige Richtung Fixierrichtung werden. Zwischen zwei möglichen Deutungen dieses Sachverhaltes gilt es zu entscheiden.

1. So wie im Fall der negativen oder positiven Phototaxis steht für jede menotaktische Fixierrichtung ein eigener Integrationsmechanismus (IM) zur Verfügung. Von diesen kann dann jeweils nur einer in Funktion sein.

2. Einer oder wenige Integrationsmechanismen sind gegeben und werden jeweils nur umgeformt.

An Tatsachen zugunsten der ersten Deutung kann nur die Lateralphototaxis vieler Insekten (S. 184) angeführt werden. Mit ihr wird ja eine neue Fixierstelle genau in der Mitte zwischen der Fixierstelle der negativen und der positiven Phototaxis gebildet. Würden so immer weitere Fixierstellen entstehen, dann wäre die Lateralphototaxis ein erster Übergangsfall von der Grundorientierung zur Menotaxis. In der Tat haben zuerst KÜHN (1929) und dann KOEHLER (1931) die Lateralphototaxis der Schnecke *Elysia viridis* (FRAENKEL 1927) als einen Übergangsfall zwischen einer telotaktisch aufzufassenden positiven Phototaxis und einer echten Menotaxis angesehen.

Gegen die erste Deutung und zugunsten der zweiten spricht vor allem die Tatsache der Anfangsfehler (S. 197). Sie beweisen, daß während des Determinationsvorganges, selbst dann, wenn die Ameise schon menotaktisch fixiert, die Integrationsmechanismen der Grundorientierung noch irgendwie beteiligt sind.

Ein weiterer Experimentalbefund läßt kaum eine andere Deutung zu, als die, daß die Grundorientierung auch nach endgültigem Vollzug des Determinationsvorganges wirksam ist.

Bei der Menotaxis dreht sich das Insekt wie bei der Grundorientierung (S. 185) um den jeweils kleineren Winkel, wenn Reiz- und Fixierstelle sich nicht decken. Wie BUDDENBROCK (1931) an verschiedenen Arthropoden zeigte, gibt es von dieser Regel Abweichungen. Die

Indifferenzstelle liegt nämlich nicht immer der Fixierstelle genau gegenüber. Gesetzmäßigkeiten lassen sich allerdings aus den wenigen bisher veröffentlichten Daten noch nicht sicher ableiten.

Bei den eigenen Versuchen ließ ich gegenüber einer Lichtquelle (L_1), nach der sich die Ameisen gerade orientierten, eine zweite Lichtquelle (L_2) aufleuchten. Gleichzeitig verlöschte die erste. Um nun die zweite Lichtquelle (L_2) so zu fixieren wie die erste (L_1), mußte sich die Ameise

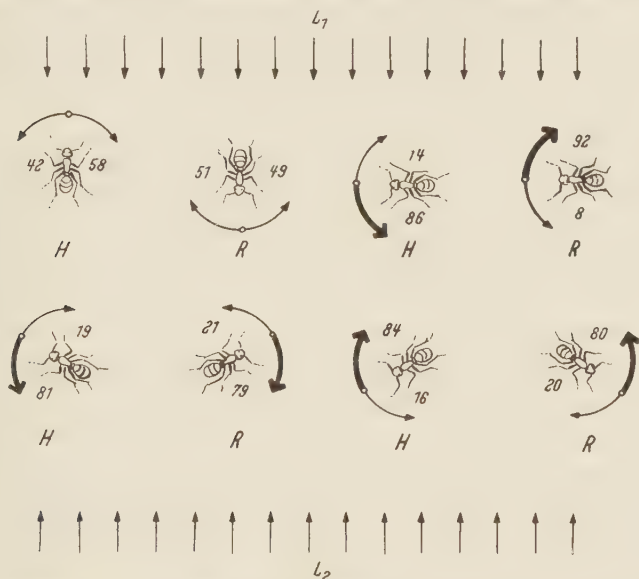


Abb. 32. Versuche zur Ortsbestimmung der Indifferenzstelle. Die Ameisen fixierten die Lichtquelle L_1 in der jeweils dargestellten Richtung. Die Zahlen seitlich der Ameisen geben an, wie oft sie sich in 100 Fällen rechts- oder linksherum drehen, wenn statt L_1 L_2 leuchtete. H Die Ameise befand sich bei dem Versuch auf dem Hinweg; R Sie befand sich auf dem Rückweg

um 180° wenden. Durch Auszählen von je 100 so verursachten menotaktischen Korrekturwendungen stellte ich fest, unter welchen Bedingungen die Indifferenzstelle gegenüber der Fixierstelle liegt und unter welchen Bedingungen sie in bezug auf diesen Erwartungsort mehr oder weniger „verschoben“ ist (Abb. 32).

Das Gesamtergebnis dieser Versuche läßt sich folgendermaßen beschreiben: Wird in einer der beiden Richtungen der Grundorientierung fixiert, dann liegt die Indifferenzstelle der Fixierstelle gegenüber (Abb. 32 links oben). Fixiert die Ameise rechts oder links im vorderen Winkelbereich, dann liegt die Indifferenzstelle so seitlich vom Erwartungsort, daß sich die Ameise beim Aufleuchten von L_2 vorwiegend der Lichtquelle zuwendet (Abb. 32 links unten), also so, als wenn eine Neigung zur positiven Phototaxis bestünde. Liegt die Fixierstelle dagegen rechts

oder links im hinteren Winkelbereich, dann ist das Verhalten gerade umgekehrt, dann wendet sich die Ameise vorwiegend von der zweiten aufleuchtenden Lichtquelle (L_2) weg (Abb. 32 rechts unten), also im Sinn einer Neigung zur negativen Phototaxis.

Ein weiterer Versuch bringt die Entscheidung darüber, ob diese „Fehler“ in der Lage der Indifferenzstelle augenmorphologische oder nervenphysiologische Ursachen haben. Wird die Lichtquelle genau seitlich fixiert, dann wendet sich die Ameise vorwiegend von der aufleuchtenden zweiten Lichtquelle (L_2) weg, wenn sie sich auf dem Rückweg befindet. Auf dem Hinweg dagegen reagiert sie in diesem Fall genau umgekehrt (Abb. 32 oben rechts). Dieses Ergebnis ist, wie zwei weitere Kontrollversuche ergaben, unabhängig davon, ob rechts oder links fixiert wird. Da der „Fehler“ in diesem Grenzfall je nach der Stimmung (Hin- oder Rückweg) verschiedenes Vorzeichen hat, muß neurophysiologische Verursachung vorliegen. Es besteht keinerlei Anlaß in allen anderen Fällen nicht das gleiche anzunehmen. Bemerkenswert an diesem Versuch ist noch, daß die Zuordnungen der phototaktischen Neigungen zu den Stimmungen gleicher Art ist wie bei der Grundorientierung.

Jeder der in Abb. 32 dargestellten Versuche ist mindestens noch einmal mit jeweils gleichem Ergebnis wiederholt worden.

Die Ähnlichkeit zwischen den Anfangsfehlern (S. 197) und den Ergebnissen hier ist so groß¹, daß mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit gemeinsame Ursache, d. h. das Wirken der Grundorientierung angenommen werden kann. Eine Reihe weiterer in diesem Kapitel (V) in anderem Zusammenhang folgender Versuche werden diese Aussage zusätzlich stützen.

Es darf daher nach meiner Meinung behauptet werden, *daß sich kurz vor und auch nach der Determination der Menotaxis beim Fixieren im vorderen Winkelbereich die positive und beim Fixieren im hinteren Winkelbereich die negative Phototaxis geltend machen, daß also die Grundorientierung nicht ausgeschlossen wird.*

Da nun aber die Fixierstellen der Menotaxis nur jeweils im Grenzfall mit denen der Grundorientierung zusammenfallen, muß in allen übrigen Fällen irgendeine Gegenwirkung der Grundorientierung entgegenstehen, so daß ihr Vorhandensein nur noch an einigen „Fehlern“ erkennbar ist.

Es liegt nahe, mit Hilfe des Reafferenzprinzipes von v. HOLST und MITTELSTAEDT (1950) einen Ausweg aus dieser Situation zu finden. Es könnten ja Grundorientierung und Menotaxis in einer analogen physiologischen Beziehung stehen wie die Normallage und die Sollage beim

¹ Jedem Anfangsfehler kann eindeutig ein gleichsinniger Fehler der entsprechenden Indifferenzstelle zugeordnet werden.

Knochenfisch¹. Auch beim Fisch wird ja in der Sollage der Mechanismus der Normallage nicht „ausgeschaltet“. Es entsteht nach obigen Autoren die Sollage dadurch, daß die in ihr auftretende Dreherregung der Normallage (Reafferenz) durch eine zentral entstehende (spontane) Dreherregung (dem Kommando) kompensiert wird. Angeregt, auf diesem Weg den Problemen der Menotaxis näherzukommen, hat mich BIRUKOW (1954), der versuchte, mit Hilfe des Reafferenzprinzips einige Eigenschaften der Mistkäfermenotaxis verständlich zu machen; außerdem eine Arbeit von LUDWIG (1933, 1934), in welcher im Keim eine ähnliche Deutung der Menotaxis (bei *Lymantria*-Raupen) zum erstenmal vorgelegt wurde.

Die hier folgende Analyse geschieht in zwei Schritten. Beim ersten Schritt wird geprüft inwieweit bei den Ameisen und den Arthropoden überhaupt die nervenphysiologischen Voraussetzungen gegeben sind, die Menotaxis so wie die Sollage der Fische physiologisch zu deuten. Beim zweiten Schritt werden aus einer solchen Deutung sich ergebende Schlußfolgerungen einer experimentellen Prüfung unterzogen.

I. Voraussetzungen

1. Voraussetzung ist die gegenseitige Kompensierbarkeit von Dreherregungen. Der erste experimentelle Nachweis für Arthropoden stammt von KÜHN (1914, 1919), viele weitere folgten. Für den Nachweis bei den Ameisen siehe die Drehtendenzmessung S. 187.

2. Voraussetzung ist die Existenz einer Quelle für spontane Dreherregungen. Daß es die gibt, beweisen die spontanen Drehwechsel der Ameisen (S. 196).

Wir können sogar noch schärfer fragen: Gibt es bei Insekten spontane Dreherregungen, welche die afferenten Dreherregungen einer Grundorientierung kompensieren können? Auch diese Frage ist zu bejahen. Es ist bekannt, daß z. B. positiv phototaktische Insekten links geblendet bei Seitenbeleuchtung in Rechtsspiralen laufen, und daß nach einiger Zeit dieser Rechtsdrall verschwindet (Ranatra: HOLMES 1905; Vanessa: DOLLY 1916; Apis: MINNICH 1919; Gyrinidae: CLARK 1931 usw.). Sollten in diesen Fällen zentral entstehende (efferente) Dreherregungen den Rechtsdrall kompensieren, dann müßte Reizverstärkung zu einer Unterkompensation, d. h. zu Rechtsbewegung führen und Reizverminderung zu einer Überkompensation, d. h. Linksbewegung. Das ist auch tatsächlich der Fall (bei Vanessa: DOLLY 1916; bei den Gyrinidae: CLARK 1931). Zentrale Kompensation von Dreherregungen nach Teilblendung konnte SCHÖNE (1951) auch an der Lichtrückeneinstellung der *Acilius*-

¹ Bei der Normallage liegt die Längsachse des Fischkörpers waagrecht und die Hochachse senkrecht. Jede „gewollte“ Abweichung von dieser Normallage ist eine Sollage.

Larve (Dytiscidae) auf gleichem Wege nachweisen. Ein ähnlicher Nachweis gelang ferner für die Schwerkraftorientierung von Krebsen nach einseitiger Statocystenausschaltung (SCHÖNE 1954).

3. Die Grundorientierung (positive und negative Phototaxis) muß so beschaffen sein, daß durch eine zusätzliche kompensierende Dreherregung die Fixierstelle „verschoben“ werden kann, so daß — wenigstens formal — eine Menotaxis entsteht. Auch diese Voraussetzung trifft zu, wie das Experiment der Drehtendenzmessung zeigt (S. 187). Es kann die Fixierstelle der positiven wie auch der negativen Phototaxis durch verschieden starke geotaktische Dreherregungen verschieden weit „verschoben“ werden.

Damit ist gezeigt, daß bei Arthropoden in der Regel damit zu rechnen ist, daß sämtliche nervenphysiologischen Funktionselemente dafür gegeben sind, daß eine Menotaxis aus einer Grundorientierung über eine Kompensation durch efferente Dreherregungen entstehen kann (Kompensationstheorie).

II. Schlußfolgerungen und Experimente

Um zu sehen, ob dieser denkmögliche Weg auch tatsächlich gegangen wird, müssen erwartete Eigenschaften der Menotaxis experimentell nachgewiesen werden.

Erste Ausgangstatsache für die hier folgenden Überlegungen ist die funktionelle Beziehung zwischen den Dreherregungen (Drehtendenzen) und den Richtungen des einfallenden Lichtes bei der Grundorientierung (Abb. 22 B). Soll nun statt der Fixierstelle (F) der negativen Phototaxis bei 180° eine andere Fixierstelle (F') links davon bei 160° entstehen, dann muß die dort vom Lichtreiz verursachte Linksdreherregung gerade durch eine efferente Rechtsdreherregung kompensiert werden (Abb. 33A), denn es darf bei Reizung an dieser Fixierstelle letzten Endes keine Dreherregung wirksam werden. Diese kompensierende efferente Dreherregung wird Drehkommando¹ genannt.

Wird rechts von der neuen Fixierstelle (F') gereizt, dann ist die dort ausgelöste Dreherregung der Grundorientierung kleiner als an der Fixierstelle (F'') (vgl. Abb. 33 A). Das Rechtsdrehkommando muß daher überkompensieren. Das bedeutet Überschuß an Rechtsdreherregung, das Tier dreht sich folglich rechts herum, und die Reizstelle wandert gleichzeitig links herum über das Auge solange bis sie sich wieder mit der Fixierstelle (F'') deckt. Ähnlich ist der Vorgang, wenn der Reiz links von der neuen Fixierstelle (F') das Auge trifft, nur wird in diesem

¹ Bei v. HOLST und MITTELSTAEDT (1950) wird die entsprechende Dreherregung Kommando genannt, bei BIRUKOW (1954) Bewegungskommando. Im vorliegenden Fall erscheint mir Drehkommando am bezeichnendsten. LUDWIG (1934) spricht von zentraler Asymmetrie.

Fall nicht über, sondern unterkompensiert, was zu einer Linksdrehung führen muß. Die neue Fixierstelle (F' Abb. 33 A) durch Kompensation hat also die gleichen Eigenschaften wie die ursprüngliche (F) der Grundorientierung, Reizung in ihrer Umgebung löst eine Reaktion aus, durch welche die Reizstelle auf dem kürzesten Weg zur Fixierstelle wandert.

Ersetzen wir in der obigen Darstellung den Begriff des Drehkommandos durch den der statischen Dreherregung, dann haben wir damit eine Beschreibung der Vorgänge bei der Drehtendenzmessung (S. 187). Das Verhalten der Ameisen bei gleichzeitigem Wirken von Schwerkraft und Licht ist damit ein Modellfall für das Verständnis der Menotaxis.

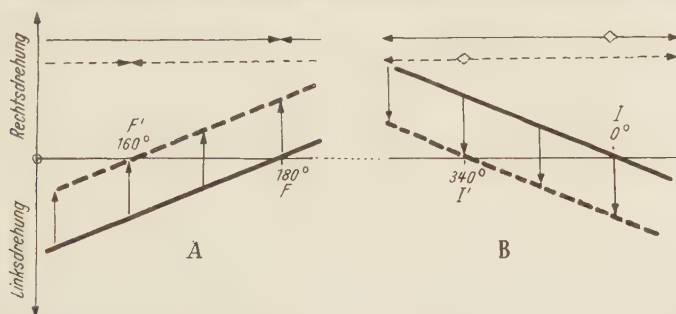


Abb. 33 A u. B. Die Verschiebung der Fixierstelle von F nach F' und der Indifferenzstelle von I nach I' durch eine zusätzliche kompensierende Dreherregung (senkrechte Pfeile). Abszisse: Richtungswinkel bezogen auf die Laufrichtung. Ordinate: Stärke und Drehsinn der Reaktion bei Reizung unter den betreffenden Richtungswinkeln. Ausgezogene Kurven: Drehtendenzverteilungen der negativen Phototaxis um die Fixier- und die Indifferenzstelle (F und I) (vgl. Abb. 22 B). Gestrichelte Kurven: Die aus den Überlagerungen mit den zusätzlichen Dreherregungen resultierende Verteilung der Dreherregungen. Waagerechte Pfeile: Wanderungsrichtung der Reize über das Auge bei Reizung in den auf der Abszisse darunter angegebenen Richtungen. Obere Pfeile vor, untere nach der Überlagerung

Mit dem Übergang von der Grundorientierung zur Menotaxis muß außer der neuen Fixierstelle auch eine neue Indifferenzstelle auftreten. Auch von ihr erwarten wir die Entstehung durch Kompensation, denn bei Reizung in der Indifferenzrichtung wird genausowenig Dreherregung verursacht wie bei der Reizung in der Fixierrichtung. Entstehung einer Indifferenzstelle ist nur möglich, wenn die Stärke der Drehtendenz nicht wie in Abb. 33 A mit dem Drehsinn wächst, sie muß in diesem Fall mit dem Drehsinn fallen (Abb. 33 B). Nur dann ist die Drehreaktion bei Reizung in der Umgebung der Kompensationsstelle so beschaffen, daß sich dabei die Reizstelle von der Kompensationsstelle entfernt (vgl. Abb. 33 A und B). Außerdem muß bei gleichgerichtetem Verlagern von Fixier- und Indifferenzstelle die zentrale kompensierende Dreherregung der Indifferenzstelle entgegengesetztes Vorzeichen haben wie das Drehkommando (Abb. 33 A u. B). Diese kompensierende Dreherregung wird zum Zweck der Unterscheidung vom Drehkommando Gegenkommando genannt.

Die Orte, an welchen durch Kompensation Fixier- oder Indifferenzstellen entstehen können, schließen sich also bei gegebener Funktion der Dreherregungen (z. B. wie in Abb. 22) gegenseitig aus. Die Funktion der Dreherregungen in Abhängigkeit von den Reizrichtungen ist nun bei der negativen Phototaxis und mit großer Sicherheit auch bei der positiven Phototaxis im Hinblick auf die Kompensationstheorie der Menotaxis bemerkenswerterweise gerade so beschaffen, daß gegenüber einer Fixierstelle immer eine Indifferenzstelle entstehen kann und umgekehrt (vgl. Abb. 22 B, 33 A, B und 34). Mit Hilfe der negativen Phototaxis können nur im hinteren Winkelbereich Fixierstellen ent-

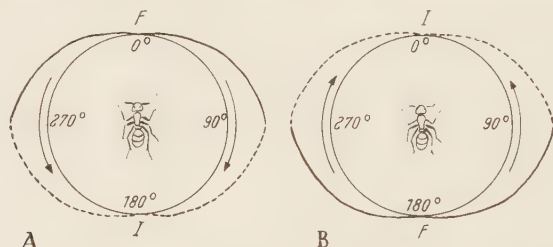


Abb. 34 A u. B. Die Entstehungsorte von Fixier- und Indifferenzstellen nach der Kompensationstheorie. A Positiv phototaktische Ameise, B negativ phototaktische. *F* Fixierstelle; *I* Indifferenzstelle. Die Höhen der Kurven über den Kreisen kennzeichnen die relativen Stärken der Dreherregungen bei Reizung aus den entsprechenden Richtungen. In den ausgezogenen Teilen der Kurven können nur Fixierstellen entstehen, in den gestrichelten nur Indifferenzstellen. Die Pfeilrichtung ist die Richtung der Drehreaktion bei Reizung innerhalb des zugehörigen Winkelbereiches

stehen und mit Hilfe der positiven Phototaxis — ähnliche Struktur vorausgesetzt — nur im vorderen Winkelbereich (Abb. 34). Es wird wohl kaum Zufall sein, daß sich im Experiment im vorderen und hinteren Fixierbereich der Menotaxis die Grundorientierung gerade nach diesem theoretisch erschlossenen Schema bemerkbar macht (Anfangsfehler, „Fehler“ in der Lage der Indifferenzstelle).

Um beim Knochenfisch nachzuweisen, daß die stabile Sollage durch zentrale Kompensation von Dreherregungen der Normallage entsteht, wird die Stärke des Statolithenreizes verändert. Mit Zunahme der Reizstärke (Erregungsstärke) nähert sich die Sollage der Normallage und mit der Abnahme der Reizstärke entfernt sie sich von ihr (v. HOLST und MITTELSTAEDT 1950).

Bei analogem Funktionsgefüge von Sollage beim Fisch und Menotaxis beim Insekt müßten gleichartige Reaktionen auf Änderungen der Reizstärke (Erregungsstärke) die Folge sein. Ungünstig für solche Versuche bei den Ameisen und möglicherweise auch bei vielen anderen Insekten ist die Tatsache der Unabhängigkeit der Drehtendenzen von der Reizstärke. Nun haben aber DOLLY (1916) an *Vanessa* und CLARK (1928) an *Gyrinidae* gezeigt, daß die halbgeblendeten Tiere zwar nicht auf lang-

same, wohl aber auf schnelle Helligkeitsänderungen mit Drehreaktionen antworten. Das gleiche müßte beim sich menotaktisch orientierenden Insekt der Fall sein.

Einer der ersten Beobachter, der diese Reaktion bei Käfern fand, war WILLRICH (1931). Die dargestellten Laufkurven zeigen, daß wie beim Fisch in der Sollage Reizverstärkung und Reizverminderung entgegengesetzte Richtungsabweichungen bewirken. Über die Beziehungen dieser Abweichungen zu den Fixierrichtungen kann der wenigen Angaben wegen noch nichts ausgesagt werden.

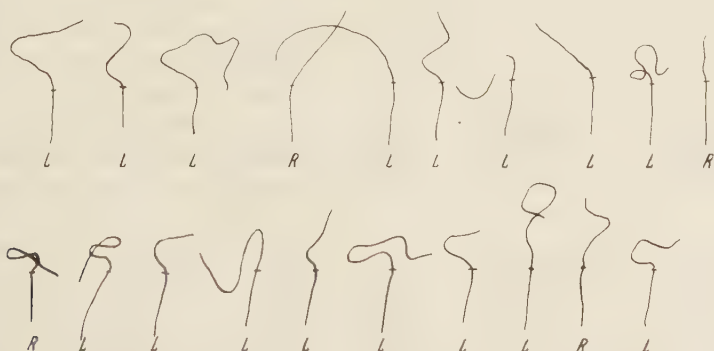


Abb. 35. Drehreaktionen der Ameisen nach Verlöschen der orientierungsgebenden Lichtquelle, welche links hinten bei 250° in bezug auf die Laufrichtung fixiert wird. Ein Querstrich markiert den Augenblick des Verlöschens; Buchstaben unter den Laufkurven geben an, ob dem Verlöschen eine Rechts- (R) oder eine Linkswendung (L) folgte. Etwa $\frac{1}{2}$ natürliche Größe. Die einzelnen Teile der Laufkurven sind nicht genau proportionstreu, da es sich hier um Freihandnachzeichnungen handelt

Bei den Ameisen ist die Drehreaktion auf Abnahme der Reizstärke wohl am besten nachzuweisen, wenn man zum Grenzfalle geht und die orientierungsgebende Lichtquelle ganz verschwinden läßt. Damit nimmt man auch plötzlich die afferente Dreherregung weg und übrigbleiben muß das kompensierende Drehkommando. Leider ist diese Reaktion nicht in reiner Form nachzuweisen, denn auf Orientierungsverlust folgen die spontanen Drehwechsel (vgl. S. 196). Das Drehkommando kann also im günstigsten Fall nur durch Überlagerungseffekte über die Drehwechsel nachgewiesen werden.

Im Versuch werden die Ameisen unter dem Schirm dressiert, in einer bestimmten Richtung eine Lichtquelle (200 W) zu fixieren. Durchläuft ein beliebig herausgegriffenes Einzeltier die Arenamitte, dann verlöscht die orientierungsgebende Lichtquelle. Das diffuse Oberlicht erlaubt weitere Beobachtung (vgl. Abb. 4). Die in Abb. 35 wiedergegebenen Laufbahnen beschreiben das typische Verhalten der Ameisen in dieser Situation, wenn die Lichtquelle vorher links hinten (250° in bezug auf die Laufrichtung) fixiert worden war. In jedem Einzelfall wird der Dreh-

sinn der auf das Verlöschen folgenden Wendung bestimmt. Aus dem Verhältnis von Rechts- und Linkswendungen kann auf das Vorherrschen oder Fehlen einer bestimmten Dreherregung geschlossen werden.

Aus den in Abb. 36 wiedergegebenen Resultaten einer Versuchsreihe geht hervor, daß der Drehsinn der Bewegung nach Verlöschen der Lichtquelle zu einem erheblichen Teil von der vorher innegehabten Fixierrichtung abhängt. Wird vorn oder hinten fixiert (0 oder 180°), dann sind nach dem Verlöschen der orientierungsgebenden Lichtquelle keine



Abb. 36. Reaktion der menotaktisch orientierten Ameise auf Verlöschen der Lichtquelle (L). Die Zahlen seitlich der Ameisen geben an, wie oft sich die Tiere in 100 Fällen nach rechts oder nach links wendeten

vorherrschenden Dreherregungen nachzuweisen (Abb. 36 I, IV). Anders beim seitlichen Fixieren: Fand es im vorderen Winkelbereich statt, dann wendet sich die Ameise vorwiegend von der verschwundenen Lichtquelle weg, fand es dagegen im hinteren Winkelbereich statt, dann wendet sie sich vorwiegend auf sie zu (Abb. 36, II, VI u. III V).

Das Vorherrschen oder Fehlen bestimmter Dreherregungen nach dem Verlöschen der Lichtquelle kann zwanglos als eine Wirkung des Drehkommandos angesehen werden.

Diese Deutung deckt sich mit den übrigen Befunden, denn die hier nachgewiesenen Dreherregungen sind beim seitlichen Fixieren im vorderen Winkelbereich entgegengesetzt dem Drehsinn der positiven Phototaxis und im hinteren Winkelbereich entgegengesetzt dem Drehsinn der negativen Phototaxis. Ist die Fixierstelle der Menotaxis mit einer der beiden der Grundorientierung identisch, dann kann kein Drehkommando erwartet werden und dann fehlen auch vorherrschende Dreherregungen nach Verlöschen der Lichtquelle.

Die Reaktionen auf Helligkeitsabnahme sind gleich deutlich und von gleichem Drehsinn wie die auf Verlöschen der Lichtquelle (Abb. 37, I und 38, I). Die Ameisen erscheinen zuerst desorientiert, können dann aber doch ungefähr die Richtung zum Nest finden. Methode und Auswertung entsprechen denen in den vorherigen Versuchen, nur verschwindet jetzt die seitliche Lichtquelle nicht, sondern es leuchtet statt ihrer aus der gleichen Richtung eine 20mal schwächere¹.

¹ Statt einer Glühbirne von 200 W eine solche von 15 W.

Die entsprechenden Reaktionen auf Hellerwerden der Lichtquelle¹ sind nicht so deutlich wie die auf Verlöschen oder Dunklerwerden. Die Ameisen erscheinen nicht desorientiert und die kleinen, den Helligkeitswechseln folgenden Wendereaktionen sind oft schwierig erkennbar. Menotaktisch laufende Käfer zeigen den gleichen Unterschied in ihren Reak-

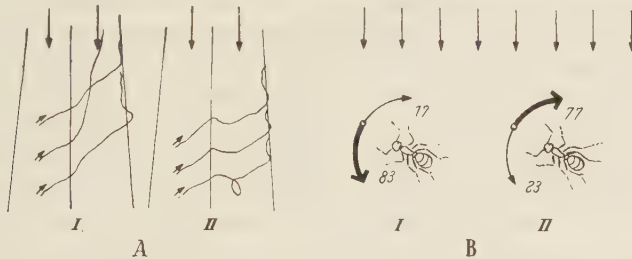


Abb. 37 A u. B. A Reaktion eines links geblendeten positiv phototaktischen Käfers (*Dineutis*) und B einer sich menotaktisch orientierenden Ameise auf plötzliche Helligkeitsänderung. I Helligkeitsabnahme; II Helligkeitszunahme. Weitere Erklärung wie bei Abb. 36. A nach CLARK (1931)

tionen auf Heller- oder Dunklerwerden der orientierungsgebenden Lichtquelle (WILLRICH 1931).

Für zwei verschiedene Fixierrichtungen habe ich geprüft, ob und welcher Drehsinn nach Hellerwerden bevorzugt wird. In beiden Fällen war der bevorzugte Drehsinn entgegengesetzt dem beim Verdunkeln der Lichtquelle (Abb. 37, 38). Die hier mitgeteilten Versuche mit plötzlich geänderter Helligkeit der Lichtquelle sind nicht noch einmal wiederholt worden.

Der scheinbare Widerspruch zu den Ergebnissen der Drehtendenzmessung in Abschnitt C II 2, bei welcher die Dreherregung der Grundorientierung helligkeitsunabhängig war, ist damit zu erklären, daß die Ameisen bei der Drehtendenzmessung sich einige Sekunden oder sogar Minuten an die veränderte Helligkeit adaptieren konnten, wohingegen hier der Helligkeitswechsel plötzlich erfolgte.

Entgegengesetzte Richtungsänderungen auf Heller- und Dunklerwerden der orientierungsgebenden Lichtquelle ist bei Insekten offenbar eine weit verbreitete Erscheinung: Wir kennen sie einmal vom teilgeblendeten Tier nach Verschwinden der Spiralläufe (*Vanessa*: DOLLY 1916; *Dineutis*: CLARK 1931; *Acilius*-Larve: SCHÖNE 1951), das andere Mal vom sich menotaktisch orientierenden (*Stenus*: WILLRICH 1931;

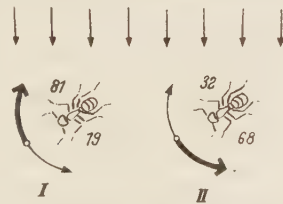


Abb. 38. Versuch wie in Abb. 37. Die Ameise fixiert aber statt rechts vorn rechts hinten

¹ Statt einer Glühbirne von 15 W eine solche von 200 W.

Lymantria-Raupen: Ludwig 1933, 1934; und Ameisen). In allen diesen Fällen dürfte die gleiche Erklärung zutreffen wie für die Reaktionen des Fisches in der Sollage (v. HOLST und MITTELSTAEDT 1950,) nämlich die, daß eine afferente Dreherregung (der Grundorientierung) durch eine efferente (dem Kommando) kompensiert wird.

Hat die Ameise Gelegenheit, sich kurze Zeit¹ an die veränderte Helligkeit der orientierungsgebenden Lichtquelle anzupassen, dann sind keine Richtungsabweichungen nachzuweisen. Als Beispiel dafür einen von 4 Versuchen: Eine Schar Ameisen fixiert auf Grund einer Stichprobe von 100 Messungen im Mittel rechts hinten bei $121.9^\circ \pm 1.5^\circ$. Die Helligkeit der Lichtquelle wird wieder auf $\frac{1}{20}$ vermindert und dann noch einmal die mittlere Laufrichtung mit 100 Winkelmessungen bestimmt. Sie beträgt 120.8° . Die Abweichungen der beiden Mittel voneinander beträgt nur $-1.1^\circ \pm 2.4^\circ$. Dieser Befund deckt sich mit der Tatsache der Helligkeitsunabhängigkeit der Drehtendenzen und mit den Befunden an Käfern (WILLRICH 1931; BIRUKOW 1954), bei welchen ebenfalls der menotaktische Richtungswinkel hellkeitsunabhängig ist, wenn nach der Veränderung einige Zeit verstrichen ist oder dieselbe langsam erfolgte.

Um nun zum Funktionsschema der Menotaxis zu kommen, brauchen wir nur das Schema für die Grundorientierung (Abb. 23) zu erweitern. Es kommt lediglich eine dritte Dreherregungen verursachende Instanz hinzu, das Kommandozentrum (KZ) (Abb. 39). Jetzt kann geprüft werden, inwieweit weitere typische Eigenschaften der Menotaxis mit Hilfe dieses Funktionsgefüges verstanden werden können.

Typisch für die Menotaxis der Bienen (v. FRISCH 1946, 1948 usw.), der Ameisen (VOWLES 1954) und der Käfer (BIRUKOW 1954) ist die Transponierbarkeit der Richtungswinkel von der Lichtorientierung auf die Schwerkraftorientierung. Diese Fähigkeit läßt sich aus folgenden wohl hinreichend experimentell gesicherten Eigenschaften des Funktionsgefüges (Abb. 39) ableiten:

1. Der statische und der optische Dreherregungsweg sind miteinander durch ein Lagezentrum verknüpft (S. 187 und Abb. 23 und 39).
2. Bei gleicher Winkeldifferenz zwischen Reiz- und Fixierstelle sind die Dreherregungen der geotaktischen und der phototaktischen Grundorientierung quantitativ gleich. Für die Honigbiene (S. 190) und die Ameise (S. 190) ist dies für die 45° Differenz bewiesen. Es liegt keinerlei Grund vor, für andere Richtungswinkel etwas anderes anzunehmen.
3. Die Fixierstelle der Photomenotaxis entsteht dadurch, daß die bei einer bestimmten Winkeldifferenz zwischen Reiz- und Fixierstelle der Grundorientierung entstehende Drehtendenz durch das Drehkommando kompensiert wird.

¹ Die genaue Adaptationszeit ist noch unbekannt.

Wird nun also der orientierende Lichtreiz durch den Schwerkraftreiz ersetzt, dann kann nach 1. das nicht unmittelbar vom Außenreiz abhängige Drehkommando auch eine statisch verursachte Drehtendenz kompensieren. Nach 2. und 3. wird bei der gleichen Winkeldifferenz wie vorher bei der Photomenotaxis kompensiert, d. h. die Geomenotaxis weicht genausoviel von der Richtung der Geogroundorientierung ab, wie vorher die Photomenotaxis von der Photogroundorientierung. Ein physio-

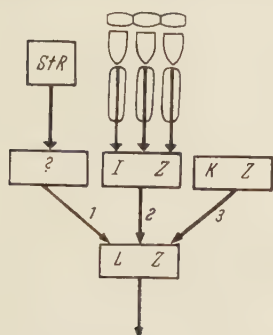


Abb. 39

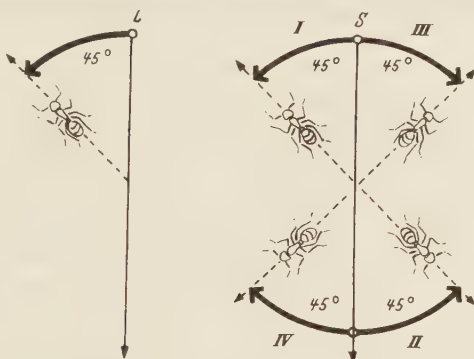


Abb. 40

Abb. 39. Funktionsschema für den Fixiermechanismus der Menotaxis. KZ Kommandozentrum, Pfeil von KZ nach LZ gleich Drehkommando. Übrige Bezeichnungen wie bei Abb. 23

Abb. 40. Der Transponierschlüssel bei Ameisen (*Myrmica*) nach VOWLES (1954). Links eine bestimmte Laufrichtung in bezug auf eine Lichtquelle (L), rechts die ihr entsprechenden Laufrichtungen in bezug auf die Schwerkraft (S). Die senkrechten Pfeile deuten die Wirkungsrichtungen des Lichtes (L) und der Schwerkraft (S) an, die gestrichelten Pfeile die jeweiligen Laufrichtungen

logischer Vorgang mit solchem Ergebnis wird nach v. FRISCH (1946 u. a.) Transponieren genannt.

Nun gibt es zwei Formen der Geogroundorientierung, die positive und die negative Geotaxis. Also darf zweideutiges Transponieren erwartet werden. Das ist bei Ameisen (*Myrmica*) nach VOWLES (1954) auch tatsächlich der Fall (Abb. 40, Fall I und II). Im ganzen ist die Transponierleistung der Ameisen (*Myrmica*) nach VOWLES sogar vierdeutig (Abb. 40). Daraus folgt, daß neben dem Drehkommando noch eine zweite efferente Dreherregung existiert, die einen ihm gleichen Betrag, aber entgegengesetztes Vorzeichen hat. Diese zweite efferente Dreherregung hat die gleichen Eigenschaften wie das S. 215 theoretisch geforderte Gegenkommando. Die Vermutung liegt nahe, daß Identität der Grund dieser formalen Gleichheit ist. Der Beweis dafür steht noch aus. Der Transponiervorgang bei *Myrmica* ist so, als wenn es bei ihr keine Taxiszuordnung (S. 188) gäbe, positive und negative Geotaxis werden gleich oft verwendet, unabhängig von der vorher innegehabten Lichtstimmung. Ganz anders bei der Honigbiene, sie transponiert nach einem eindeutigen

Schlüssel (wie Fall I in Abb. 40), was obligatorische Taxiszuordnung bedeutet von der Form wie sie S. 188 für die Ameisen mitgeteilt wurde.

Die hier durchgeführte Ableitung der Transponierleistung von dem Funktionsgefüge der Menotaxis entspricht der Vermutung v. FRISCH' (1952), daß die Fähigkeit zu Transponieren „primär in den nervösen Zentren begründet liegt“.

Die Ameise transponiert nicht nur von der Phototaxis auf die Geotaxis, der Vorgang, bei dem sie die Fixierstelle von einem Auge auf die

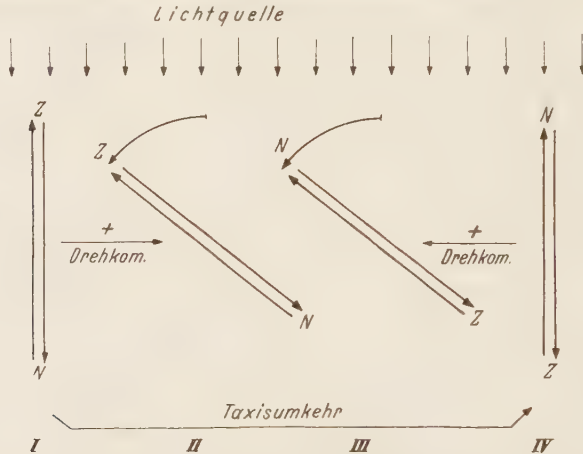


Abb. 41. Die physiologische Beziehung zwischen der optischen Grundorientierung (I) und der menotaktischen Hin- und Rückorientierung. Z Exkursionsziel der Ameise; N Nest; Pfeile zwischen N und Z Laufrichtungen der Ameisen; Bogenpfeil = Drehkommando

entgegengerichtete Stelle des anderen Auges verlegt, kann ebenfalls als Transponieren bezeichnet werden. Dies letztere Transponieren innerhalb einer Sinnesmodalität hat eine entscheidende biologische Bedeutung bei der menotaktischen Hin- und Rückorientierung. Folgende Tatsachen sind über diesen Transponiervorgang bekannt:

1. Eine gemeinsame Ursache bestimmt die Lage der Fixierstelle vor und nach dem Transponieren (S. 201).
2. Die Fähigkeit zum Transponieren ist angeboren (S. 202).
3. Mit dem Transponieren ist immer ein Taxiswechsel verbunden. (Dies folgt aus den Versuchen S. 197, 211 und 218.)

Diese Tatsachen decken sich mit dem oben erschlossenen Funktionsschema der Menotaxis. Wir kommen damit zu folgendem Schema der während der menotaktischen Hin- und Rückorientierung ablaufenden Vorgänge (Abb. 41). Vor Ablauf von Determinationsvorgängen ist die optische Grundorientierung nachzuweisen, bei welcher die positive und die negative Phototaxis meist (vielleicht immer) bestimmten Stimmungen zugeordnet ist. Bei der optischen Grundorientierung gibt es

schon die Wendung um 180° . Ihre Ursache ist der Taxiswechsel. Über Determinationsvorgänge entsteht auf einem noch nicht bekannten physiologischen Weg das Drehkommando. Es ist die *gemeinsame Ursache* für die Verschiebung beider Fixierstellen (Abb. 41, Fall II). Ursache der Wendung um 180° bleibt weiterhin der Taxiswechsel. Werden die beiden Fixierstellen über den vorderen und hinteren Winkelbereich hinaus verlegt (also mehr als $\pm 90^\circ$, Abb. 41, Fall III und IV), dann kommt zu dem Drehkommando noch die Taxisumkehr, d. h. positive und negative Phototaxis werden jetzt umgekehrt wie bei der optischen Grundorientierung Hin- und Rückweg zugeordnet (Abb. 41, Fall IV).

Mit Hilfe der Kompensationstheorie ist es also 1. nicht nur möglich die Entstehung der menotaktischen Fixierstellen (Kernproblem) physiologisch zu erklären, sondern auch eine Reihe weiterer Verhaltensweisen, die mit der Menotaxis verknüpft sind: 2. Die Anfangsfehler, 3. die Winkeltransposition auf die Schwerkraft, 4. die Transposition der Fixierstelle um 180° , 5. das Reagieren auf Helligkeitsänderungen und Verschwinden der orientierungsgebenden Lichtquelle und 6. das unterschiedliche Reagieren beim Fixieren im vorderen und hinteren Winkelbereich. Eine zweite Theorie, die ebenfalls diesen Gesamtsachverhalt verständlich machen könnte, gibt es zur Zeit nicht.

Mit der Kompensationstheorie können und sollen selbstverständlich nicht alle Probleme der Menotaxis geklärt werden. Die allermeisten liegen noch unbeantwortet vor uns.

F. Das Gedächtnis und seine Eigenschaften

Das Fixieren optischer Objekte ist bei weitem nicht die einzige Orientierungsleistung der Ameisen. „Höhere“ Fähigkeiten bestimmen, wann was wie fixiert werden soll. Diese „höheren“ Fähigkeiten können vorläufig den Begriffen Assoziation, Integration und Gedächtnis untergeordnet werden.

In den hier folgenden Abschnitten sollen insbesondere einige Probleme des Ameisengedächtnisses behandelt werden.

I. Über die Beziehung zwischen Gedächtnis und Fixiermechanismus

Gedächtnisleistungen spielen bei der Orientierung der Ameisen eine große Rolle. Wir würden gerne wissen, in welcher physiologischen Beziehung Gedächtnis und Fixiermechanismus zueinander stehen. Die erste Teilfrage dieses Problems heißt: Sind Fixiermechanismus und Gedächtnis identische oder verschiedene nervöse Instanzen? Nur für diese Teilfrage liegen bis jetzt Experimente vor.

Ameisen lernen leicht, eine 20° hohe Lichtquelle (L_1) rechts zu fixieren und eine sonst gleiche 40° hohe (L_2) links. Man braucht nur den puppen-eintragenden Ameisen abwechselnd alle 5 min die eine oder die andere

Lichtquelle in der entsprechenden Richtung zu bieten, dann hat nach spätestens 1 Std diese Doppeldressur Erfolg. Es ist ein eindrucksvolles Bild, wenn man dann durch einfache Höhenänderung der Lichtquelle eine Schar Ameisen veranlassen kann, sich wie auf ein Kommando um 180° zu drehen.

Die beiden verschieden hohen Lichtquellen (L_1 und L_2) werden beim eigentlichen Versuch im Winkel von 90° in bezug auf die Ameisen aufgestellt. Der Beobachter läßt sie abwechselnd aufleuchten. Das Verhalten der Ameisen in dieser Situation nach einer Dressur allein mit L_1

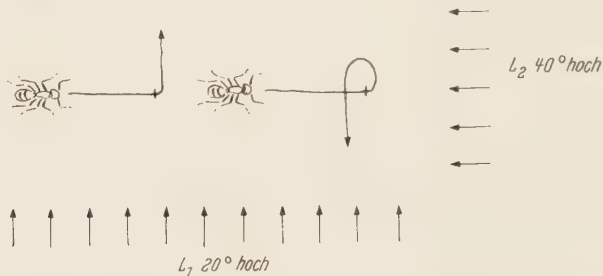


Abb. 42. Typische Laufbahnen der Ameisen nach Richtungswechsel und Höhenänderung einer orientierungsgebenden Lichtquelle. Ein Querstrich markiert den Augenblick, in dem L_2 statt L_1 leuchtet. Links Reaktion nach einfacher Dressur, rechts nach Doppeldressur. (Weiteres im Text)

wird verglichen mit dem nach einer wie oben beschriebenen Doppeldressur (Abb. 42).

Leuchtet statt L_1 L_2 , dann wendet sich die Ameise nach der einfachen Dressur, L_1 rechts zu fixieren, um 90° nach links und fixiert dann L_2 in der gleichen Richtung wie vorher L_1 (Abb. 42, linke Ameise). Genau die gleiche Reaktion ist zunächst nach der oben beschriebenen Doppeldressur zu beobachten. Die Ameise verhält sich zunächst so, als wenn ihr die „richtige“ Fixierrichtung für die zweite Lichtquelle überhaupt nicht bekannt wäre. Sie dreht sich also nach dem Aufleuchten von L_2 zuerst nach links statt nach rechts. Dann „merkt“ sie offenbar ihren Fehler, „erinnert“ sich an die Dressur, dreht weiter und fixiert dann richtig links (Abb. 42, rechte Ameise). Leuchtet danach statt der zweiten Lichtquelle wieder die erste, dann ist der Vorgang sinngemäß der gleiche.

Dieses Verhalten war in über 200 beobachteten Einzelfällen im wesentlichen immer das gleiche und unabhängig davon, ob zuerst L_1 oder L_2 fixiert wurde. Die Abweichungen gegenüber den in Abb. 42 dargestellten Laufkurven bestanden nur darin, daß die doppelt dressierten Ameisen (Abb. 42, rechts) nach der Linkswendung gelegentlich noch einige Suchschleifen beschrieben, bevor sie in die neue Laufrichtung einbogen.

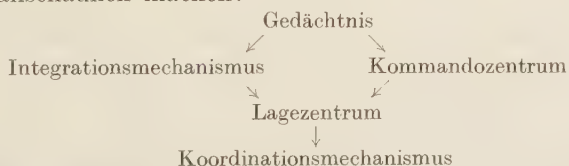
Bei einer weiteren sonst gleichartigen Doppeldressur lernten die Ameisen eine Lichtquelle (L_1) rechts zu fixieren und zwei 90° voneinander entfernte Lichtquellen (L_2 und L_3) links (Abb. 43). Alle drei Lichtquellen waren gleich hell und standen gleich hoch (30°). Bei einer dem vorigen Versuch entsprechenden Reizung mit der einen (L_1) oder den beiden (L_2 und L_3) Lichtquellen war das Verhalten das gleiche (also wie in Abb. 42). Zu diesem Versuch muß noch gesagt werden, daß eine Ameise ohne Doppeldressur zwei Lichtquellen so fixiert, daß die Richtung der Winkelhalbierenden mit der Fixierrichtung gegenüber einer einzelnen Lichtquelle zusammenfällt.

Die Ameise, die L_1 fixiert hat, verhält sich gegenüber L_2 mit und ohne Doppeldressur zunächst gleich (Abb. 42). Das heißt, daß die Zweitdressur den Fixiermechanismus beim Fixieren von L_1 in seiner Reaktionsform gegenüber L_2 *nicht verändert*. Das Gedächtnis¹ jedoch *muß sich verändert haben*, denn die gedächtnisabhängige Veränderung am Fixiermechanismus vollzieht sich einige Zeit nach dem Ersatz von L_1 durch L_2 . Dieser Sachverhalt läßt nur sehr schwierig eine andere Deutung zu, als die der Nichtidentität von Fixiermechanismus und Gedächtnis.



Abb. 43. Zweite Doppeldressur. Die Ameise lernt, entweder L_1 rechts zu fixieren oder L_2 und L_3 links

Obwohl also die Kausalanalyse der optischen Richtungsorientierung noch in ihren allerersten Anfängen steckt, lassen sich schon recht gut eine ganze Reihe nervöser Instanzen an Hand ihrer Funktion gegeneinander abgrenzen. Jeweils eine „höhere“ Instanz wirkt auf eine „niederere“ ganz im Sinne TINBERGENS (1952) Prinzip von der hierarchischen Ordnung der dem tierischen Verhalten zugrunde liegenden nervösen Mechanismen. Ein vorläufiges Schema soll diese bis jetzt mit einiger Sicherheit erschließbaren Zusammenhänge noch einmal im gesamten anschaulich machen:



(vgl. mit Abb. 39 und 41).

II. Dauer und Umfang der Gedächtnisleistungen

Zu diesem Thema sind nur wenige und unvollständige Angaben möglich, doch vermitteln sie einen ersten Eindruck von den Gedächtnisleistungen der Ameisen.

¹ Als nervöse Instanz gedacht.

Ein bestimmter Richtungswinkel zu einer künstlichen Lichtquelle kann mindestens 5 Tage lang gemerkt werden. Ich habe Ameisen einmal 4 Std lang dressiert, eine künstliche Lichtquelle rechts zu fixieren

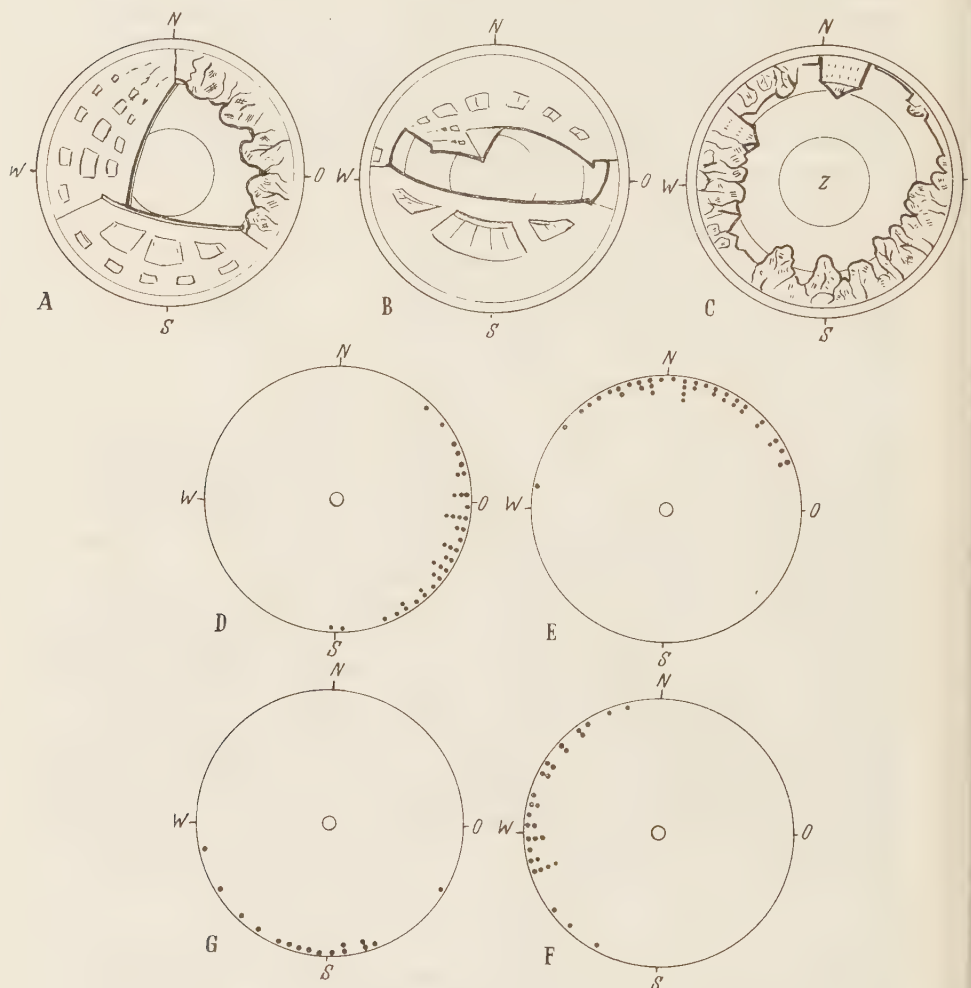


Abb. 44 A—G. Versuch zur Bestimmung des Gedächtnisumfanges. A, B und C Panorama-bilder von Dressurplätzen; D—G Laufrichtungen an vier verschiedenen Plätzen nach den Dressuren

($\alpha = 270^\circ$), dann blieben die Tiere 5 Tage lang im Dunkeln bis zur Prüfung. Dabei verließen noch 11 Tiere die Arenamitte mit einer Puppe in den Mandibeln in der ursprünglichen Dressurrichtung ($\alpha = 262^\circ \pm 7^\circ$). Die übrigen Ameisen liefen ohne Puppen suchend umher. Versuche mit größeren Zeiträumen und Lichtquellen als Orientierungszeichen wurden

nicht durchgeführt, bei vielen Versuchen mit kleineren Zeiten haben sich die Ameisen in den meisten Fällen die Laufrichtungen gemerkt (vgl. hierzu auch die Einsperrversuche in Abschnitt F IV).

Erstaunlich lang konnte sich eine Schar Ameisen ihre Laufrichtung gegenüber Landmarken merken. Sie wurden mit Unterbrechungen 1 Tag lang in der in Abb. 16 A dargestellten Umgebung nach Norden dressiert. Nach einer Pause von 1 Woche wurden die Tiere wieder in der gleichen Umgebung in die Mitte der Arena gesetzt. Der Himmel trug eine geschlossene Wolkendecke. 36 Ameisen liefen mit Puppen in den Kiefern in den nach Norden gerichteten Halbkreis (mittlere Laufrichtung = $4^{\circ} \pm 6^{\circ}$ rechts von Nord), 3 Ameisen in den entgegengesetzten Halbkreis.

Bemerkenswert ist auch die Fähigkeit der Ameisen, sich mehrere Erinnerungsbilder gleichzeitig merken zu können. Die Ameisen sind imstande, wie schon erwähnt, eine 20° hohe Lichtquelle rechts zu fixieren und eine 40° hohe links.

Im Gelände und bei geschlossener Wolkendecke ist die Ameise bei der optischen Orientierung, soweit bis jetzt bekannt, allein auf Landmarken angewiesen. Größere Exkursionen setzen voraus, daß sich die Ameisen ihre Laufrichtungen in bezug auf viele verschiedene Landmarken merken können. Um dies zu prüfen, dressierte ich eine Schar Ameisen innerhalb eines Tages an vier verschiedenen Stellen des Institutsgartens (Abb. 16 A, 44 A, B, C) in vier verschiedenen Himmelsrichtungen (O, N, W und S). Die Tiere, die alle 4 Dressuren erfolgreich lernten, wurden durch Farbpunkte gekennzeichnet. Bei der Probe am nächsten Tag liefen diese gezeichneten Tiere an jeder der 4 Stellen in der am Tag vorher erlernten Richtung (Abb. 44 D—G). Der Versuch ist an den gleichen 4 Stellen aber mit anderen Dressurrichtungen wiederholt worden. Das Ergebnis war das gleiche.

III. Gekoppelte und unabhängige Richtungsengramme

Die natürlichen optischen Objekte der Ameisen haben eine für die Richtungsorientierung bedeutsame Eigenschaft: Sonne und Polarisationsmuster des Himmelslichtes stehen immer in einer festen Winkelbeziehung zueinander; gegenüber den Geländemarken aber verschieben sich diese Himmelszeichen ständig. Wir würden gerne wissen, inwieweit das Orientierungsverhalten der Ameisen diesem Sachverhalt gerecht wird. Zu diesem Zweck werden im Versuch verschiedene Orientierungszeichen gegeneinander versetzt.

Von der Honigbiene wissen wir (Bergschattenversuch v. FRISCH und LINDAUER 1954), daß sie beim Richtungslernen gegenüber dem polarisierten blauen Himmelslicht immer „weiß“ wo die Sonne steht, auch wenn sie dieselbe nicht sehen kann. Wir können sagen, daß die Erinne-

rungen (Engramme) an die Richtungen zu den beiden Himmelszeichen *aneinander gekoppelt sind*.

Auch bei den Ameisen (*Myrmica*: VOWLES 1954) ist die Einstellreaktion gegenüber dem polarisierten Licht nicht unabhängig von der gegenüber einer Lichtquelle. Die von VOWLES gefundenen Winkelbeziehungen der Einstellreaktionen zur Lichtrichtung und zur Schwingungsrichtung des Lichtes sind allerdings nur zum Teil identisch mit der entsprechenden Winkelbeziehung zwischen den beiden Orientierungszeichen am natürlichen Himmel.

Legt man über eine unter freiem Himmel wandernde Ameise (*Formica*) eine Polarisationsfolie, dann läßt sich nachweisen, daß die Orientierung nach dem Folienlicht gleich der nach dem polarisierten Zenitlicht des Himmels ist (Abschnitt B II). Folienlicht kann also in beschränktem Umfang das Himmelslicht bei der Orientierung ersetzen. Bei den weiteren Versuchen werden die Ameisen dressiert, eine künstliche Lichtquelle jeweils in einer bestimmten Richtung zu fixieren. Danach wird bei diffusem Licht (unter dem Schirm Abb. 4) eine Polarisationsfolie über die Tiere gelegt und ihre Laufrichtungen bestimmt. Das Resultat von vier solchen Versuchen ist in Abb. 45 zu sehen.

Die Orientierung nach der Schwingungsrichtung des Folienlichtes ist jedesmal so, wie die nach dem polarisierten Zenitlicht des blauen Himmels wäre, wenn die Sonne in der vorher adressierten Richtung zur künstlichen Lichtquelle stünde (vgl. Abb. 13 und 45). Fixiert die Ameise z. B. die Lichtquelle links, dann stellt sie sich danach parallel zur Schwingungsrichtung des Folienlichtes ein (Abb. 45 A). Das gleiche täte sie gegenüber dem polarisierten Zenitlicht des Himmels, wenn sie die Sonne links fixieren würde (Abb. 13). Ändert die Ameise ihre Einstellreaktion gegenüber einer Lichtquelle, dann ändert sie auch „automatisch“ die gegenüber der Schwingungsrichtung des Lichtes, die Erinnerungsbilder oder Engramme für beide Himmelszeichen sind in gleicher Weise wie bei der Biene aneinandergekoppelt.

Wie ist nun das Richtungsverhalten gegenüber Himmelszeichen einerseits und Landmarken andererseits unter vergleichbaren Bedingungen? Bienenversuche von v. FRISCH und LINDAUER (1954) lehren, daß diese Insekten trotz ständiger zentral (im Gedächtnis) sich vollziehender Änderung der Fixierrichtung gegenüber den Himmelszeichen¹ ihre Fixierrichtung gegenüber den Landmarken (Waldrand, Seeufer) beibehalten können. Die Richtungserinnerungen von den Himmelszeichen und den Landmarken können also *unabhängig voneinander verändert* werden und sind vielleicht immer unabhängig voneinander.

Eine ähnliche Unabhängigkeit finden wir bei der Ameise. Die mit Abb. 16 wiedergegebenen und schon beschriebenen Versuchsergebnisse

¹ Bedingt durch das Einberechnen der Sonnenwanderung.

beweisen, daß mit einer Richtungsumdressur gegenüber den Himmelszeichen nicht eine gleich große Änderung der Fixierrichtung gegenüber den Landmarken verbunden ist. Ein Versuch mit künstlichen Orientierungsobjekten macht das noch klarer.

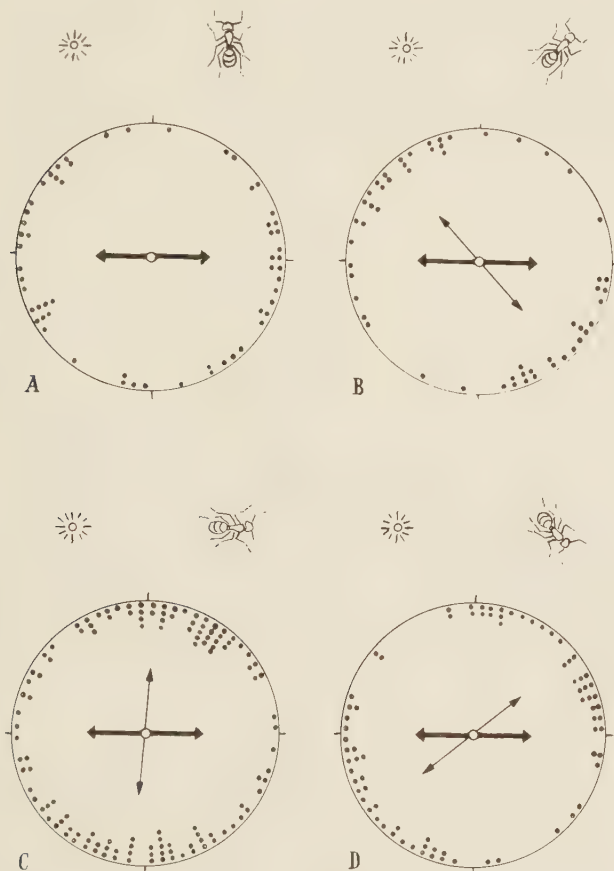


Abb. 45 A—D. Experimenteller Nachweis gekoppelter Engramme. Über jedem Kreisdiagramm ist die Dressurlaufrichtung der Ameisen, bezogen auf die Lichtquelle, dargestellt, in dem jeweils zugehörigen Kreisdiagramm sind die der Dressur folgenden Laufrichtungen unter einer Polarisationsfolie wiedergegeben. Die Richtung der starken Doppelpfeile entspricht der Schwingungsrichtung des Folienlichtes, die schwachen Doppelpfeile zeigen in die errechneten Vorzugsrichtungen der unter der Folie laufenden Ameisen. In dem Diagramm A liegen beide Pfeile aufeinander

Eine Schar Ameisen lernt gleichzeitig eine Lichtquelle rechts zu fixieren und eine schwarze Scheibe links (Abb. 46 A). Die Scheibe wird entfernt und die Ameisen gegenüber der Lichtquelle so umdressiert, daß sie sie hinten fixieren. Nach der Umdressur wird statt der Lichtquelle wieder die schwarze Scheibe geboten. Die Ameisen orientieren sich nach der schwarzen Scheibe genauso wie vor der Umdressur (Abb. 46 B).

Zu gleichem Ergebnis führt ein Versuch mit zwei verschiedenen Geländemarken. Eine Ameisenschar wird an zwei Stellen des Institutsgartens bei geschlossener Wolkendecke jeweils nach Osten dressiert. Nach dieser Dressur erfolgt am ersten Platz eine Umdressur nach Norden. Trotz dieser Umdressur orientieren sich die Ameisen dann am zweiten Platz nach wie vor nach Osten.

Die Ergebnisse der beiden zuletzt beschriebenen Versuche waren so eindeutig, daß sich eine Versuchswiederholung unter den gleichen Bedingungen erübrigte.

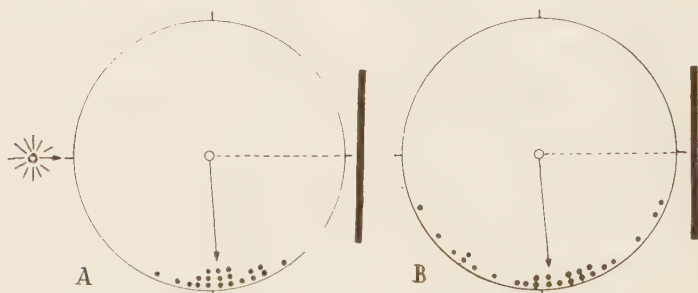


Abb. 46 A u. B. Nachweis unabhängiger Engramme. A Die Laufrichtungen nach der Dressur mit Lichtquelle und schwarzer Scheibe; B Laufrichtungen bezogen auf die schwarze Scheibe nach einer Richtungsumdressur gegenüber der Lichtquelle

Mit den Versuchen dieses Unterabschnittes wird das eingangs gestellte Problem einer ersten Teillösung nähergeführt. Durch seine gekoppelten und unabhängigen Richtungsengramme ist das Gedächtnis der Ameisen in hohem Maße den natürlichen Außenbedingungen angepaßt.

IV. Die Fähigkeit, die Wanderung der Sonne einzuberechnen

In Anbetracht der Tatsache, daß wir schon von einer großen Zahl verschiedenartiger Arthropoden wissen, daß sie bei der Sonnenorientierung die Tageswanderung der Sonne einberechnen können¹, erscheint es merkwürdig, daß gerade den Ameisen nach den Untersuchungen BRUNS (1914) diese Fähigkeit fehlen soll.

BRUNS Einsperrversuche mit *Lasius niger* (BRUN 1914) wurden in größerer Zahl wiederholt. Hier die Versuchsbeschreibung: An einer

¹ *Apis mellifica* L.: v. FRISCH 1950, 1952; LINDAUER 1954. *Talitrus saltator* MONT. (Amphipoda): PARDI und PAPI 1953. *Tylos latreillii* AUD. u. SAV. (Isopoda): PARDI 1954. *Talorchestia deshayesi* AUD. (Amphipoda): PARDI und GRASSI 1955. *Orchestia platensis* KR. (Amphipoda) PARDI 1955. *Arctosa perita* LATR. (Araneida): PAPI 1955. *Omophron limbatus* FABR. (Col. Carabidae): PAPI 1955. *Scarites terri-cola* BON. (Col., Carabidae): PAPI 1955. *Dyschirius numidicus* PUTZEYS (Col., Carabidae): PAPI 1955. *Phaleria provincialis* FAUV. (Col., Tenebrionidae): PARDI 1955. *Gryllotalpa gryllotalpa* L. (Orthoptera): PARDI 1955.

Stelle des Institutsgartens (Abb. 44 C) wird die Laufrichtung einer einzeln am Boden wandernden Ameise (*Lasius niger*) bestimmt und dann ein lichtdichtes Schächtelchen über das Tier gestülpt. Die Duftspuren in der Umgebung des Einsperrortes werden verwischt. Nach einer Einsperrzeit von 2 Std darf die Ameise weiterlaufen. Ihre neue Laufrichtung wird bestimmt und in Beziehung zur Sonnenwanderung und der Laufrichtung vor dem Einsperren gebracht.

Das Gesamtergebnis von 125 solcher Versuche im Sommer 1953 bringt Abb. 47. Die Ameisen laufen im Mittel in der alten Richtung weiter oder in der Gegenrichtung zu dieser. Die mittlere Rechtsabweichung dieser beiden Gruppen, bezogen auf die ursprüngliche Laufrichtung und ihrer Gegenrichtung, beträgt $0,7^\circ \pm 3,7^\circ$ nach links. Bei winkeltreuer Sonnenorientierung hätte eine mittlere Rechtsabweichung von etwa 30° erfolgen müssen. Der Versuch ist demnach eindeutig anders ausgefallen als bei BRUN, der immer Rechtsabweichungen vom Betrag der Sonnenwanderung erhielt.

Bei allen weiteren Versuchen benutzte ich wieder *Formica rufa* statt *Lasius niger*. Die Arbeiterinnen dieser Art weichen nach BRUN (1914) nach Einsperren im Gelände nicht von ihrer vorherigen Laufrichtung ab. Als Erklärung vermutete BRUN Orientierung nach Geländemarken. Bei den eigenen Versuchen wurde diese Möglichkeit von vornherein ausgeschlossen. Drei Versuchsmethoden fanden Anwendung:

1. Nach der Richtungsdressur beim Puppeneintragen in der Arena auf dem Institutsdach werden die Ameisen mit ihrer Brut in dem Gipsnest die gewünschte Zeit eingesperrt. Nach dem Einsperren wird der Inhalt des Nestes in die Arenamitte entleert und die Laufrichtungen derjenigen Ameisen bestimmt, die mit einer Puppe die Arenamitte verlassen. Sowohl bei der Dressur als auch bei der Probe nach dem Einsperren haben die Ameisen keine Möglichkeit sich nach Landmarken zu orientieren.

2. Statt dem Eintragenlassen von Puppen wird die Fluchtdressur (vgl. S. 165) benützt. Dem Registrieren nach dem Einsperren dient in diesem Fall die Trichterarena. Versuchsort ist ebenfalls das Institutsdach.

3. In Analogie zu den Versetzungsversuchen v. FRISCHS (1950, 1953, 1954) mit Bienen wird eine Schar Ameisen im Institutsgarten in eine

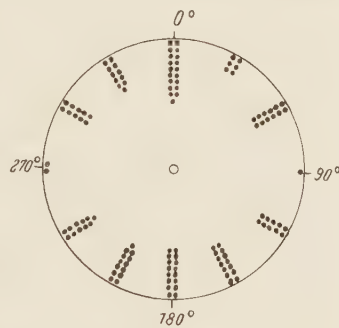


Abb. 47. Einsperrversuche mit *Lasius niger* L. im Freigelände. 0° ist die Laufrichtung der Ameisen vor dem Einsperren. Die Punkte geben die hierauf bezogenen Laufrichtungen nach dem Einsperren an

bestimmte Richtung dressiert (Puppeneintragen). Nach dem Einsperren im Nest werden wie bei 1. die Laufrichtungen der puppentragenden Ameisen bestimmt. Die Arena wird dazu in eine den Ameisen völlig unbekannte Umgebung versetzt.

An Hand eines Versuches mit kleinem Richtungsfehler (nach Methode I) können die wichtigsten Merkmale des Richtungsverhaltens nach

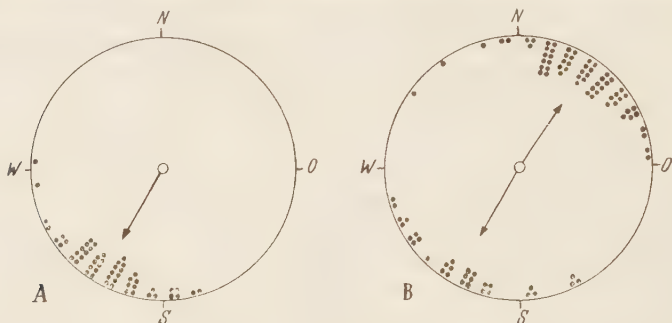


Abb. 48 A u. B. Einsperrversuche mit *Formica rufa* im Sommer. A Laufrichtungen vor dem Einsperren; B nach dem Einsperren (2 Std und 50 min)

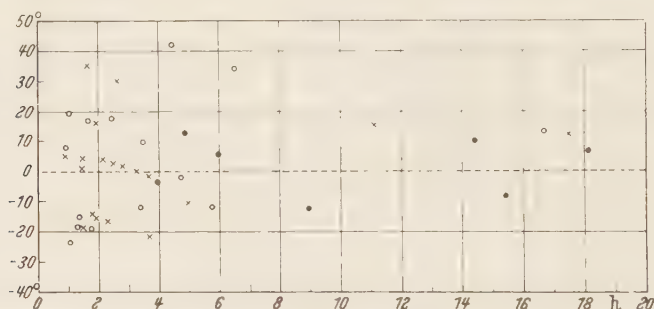


Abb. 49. Einsperrversuche mit *Formica rufa* im Sommer. Abszisse: Einsperrzeit, Ordinate: Mittlere Abweichungen der Laufrichtungen nach dem Einsperren von der Dressrichtung vor dem Einsperren. Positive Werte Rechts-, negative Linksabweichungen. Gestrichelte Linie = Dressrichtung. Kreuze: Nach Methode 1 gewonnene Werte. Ringe: Nach Methode 2 gewonnene Werte. Punkte: Nach Methode 3 gewonnene Werte (Methoden S. 231)

dem Einsperren beschrieben werden (Abb. 48). Die Ameisen liefen nach der Dressur bis um 15¹⁵ Uhr am 24. 9. 54 im Mittel in der Marschrichtung $210^{\circ} \pm 3^{\circ}$. Während des Einsperrens bis um 18⁰⁵ Uhr wanderte die Sonne 35° (Azimut) weiter. Trotzdem liefen 31 Ameisen in der gleichen Richtung wie vor dem Einsperren ($209^{\circ} \pm 5^{\circ}$). Bei einigen wenigen Versuchen kam es ähnlich wie in diesem Fall vor, daß ein mehr oder weniger großer Teil der Ameisen die Arenamitte in der Gegenrichtung zur Dressurrichtung verließ. Hier waren 64 Tiere (Abb. 48) mit einer mittleren Laufrichtung von $33^{\circ} \pm 3^{\circ}$. Es ist möglich, daß bei dem hier

beschriebenen Versuch Ursache der zweideutigen Orientierung die Zweideutigkeit (zwei Symmetrieachsen) der Himmelslichtpolarisation am Abend war, denn die Ameisen konnten nach dem Einsperren die Sonne nicht direkt sehen. In anderen Fällen zweideutigen Richtungsverhaltens (z. B. bei *Lasius niger*, Abb. 47) trifft diese Erklärung bestimmt nicht zu, weil die Sonne hoch stand und meist für die Ameisen sichtbar war.

Da eine Abhängigkeit der Versuchsergebnisse von den 3 Methoden nicht nachzuweisen war, habe ich alle Mittelwerte und Vorzugsrichtungen (vgl. S. 167) in ein Koordinatensystem eingetragen (Abb. 49). Aus der Verteilung der Zeichen folgt, daß die Laufrichtungen vor und nach dem Einsperren im Mittel nahezu¹ die gleichen sind. Dies kann nur damit erklärt werden, daß die Ameise die Tageswanderung der Sonne und des polarisierten Himmelslichtes bei der Orientierung einberechnet.

Völlig abweichend hiervon war das Resultat bei Versuchen im April 1955. Die Versuchsameisen hatten nach meinen Beobachtungen den Haufen seit der Winterruhe noch nicht verlassen, sie waren lediglich zum Sonnen an seiner Oberfläche erschienen. Anwendung fand allein die Methode 2. Abb. 49 gibt ein typisches Versuchsergebnis wieder. Alle im April 1955 erhaltenen Abweichungen der Vorzugsrichtungen von den Dressurrich-

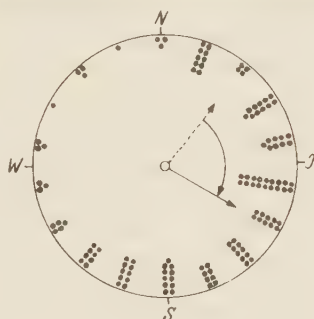


Abb. 50. Ergebnis eines Einsperroversuches mit *Formica rufa* im April. Gestrichelter Pfeil: Dressurrichtung vor dem Einsperren um 11⁰⁰ Uhr. Ausgezogener Pfeil: Vorzugsrichtung nach dem Einsperren um 13⁰⁰ Uhr. Rechtsabweichung der Ameisen 83°, die der Sonne 52°

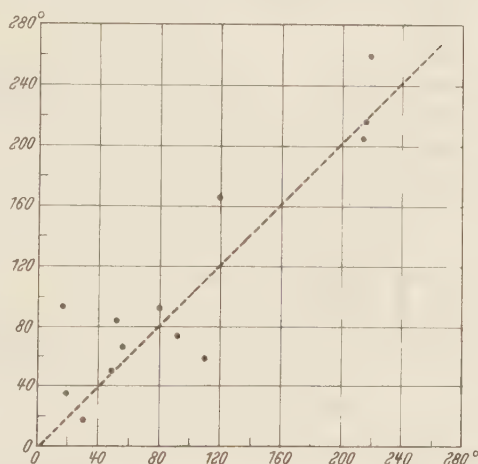


Abb. 51. Ergebnisse der Einsperroversuche im April mit *Formica rufa*. Abszisse: Wanderung der Sonne während der Einsperzeit. Ordinate: Rechtsabweichungen der Vorzugsrichtungen von den Dressurrichtungen nach dem Einsperren. Punkte: Die Werte von 13 Versuchen. Gestrichelte Linie: Erwartete Beziehung zwischen Sonnenwanderung und Rechtsabweichung, wenn die Ameisen ihren Dressurrichtungswinkel nach dem Einsperren beibehalten

¹ Die mittlere Abweichung aller Richtungen nach dem Einsperren von den jeweiligen Dressurrichtungen beträgt 2° nach rechts.

tungen vor dem Einsperren werden mit den Beträgen der Sonnenwanderung während der Einsperrdauer verglichen (Abb. 51). Die Beträge der Vergleichswinkel sind im Mittel die gleichen. Von einem Einberechnen der Sonnenwanderung kann in diesem Fall nicht die Rede sein, die Ameisen waren winkeltreu. Bei Versuchen im März 1957 war das Ergebnis das gleiche.

Diese Unterschiede im Richtungsverhalten nach dem Einsperren sind zur Zeit noch nicht erklärbar. Die Begleitumstände (Frühjahr – Sommer) lassen vermuten, daß die Fähigkeit der Ameisen, trotz der Sonnenwanderung nach dem Einsperren kompaßtreu weiterzulaufen, individuell erlernt werden muß. So könnte auch der Widerspruch zwischen den Versuchen BRUNS (1914) und den eigenen mit *Lasius niger* erklärt werden.

Erlernen der Sonnenwanderung würde voraussetzen, daß die Ameise instande wäre, Raum-Zeit-Assoziationen zu bilden. Der experimentelle Nachweis einer solchen Fähigkeit gelang GRABENSBERGER (1934). REICHLÉ (1943) allerdings konnte die Versuche GRABENSBERGERS nicht reproduzieren. Es ist noch viele experimentelle Arbeit notwendig, bis hier klar gesehen werden kann.

Zusammenfassung

Alle folgenden Angaben beziehen sich auf *Formica rufa* L., die Rote Waldameise, und sind nur unter Vorbehalt auf andere Insektenarten übertragbar.

Die Ameisen benützen zur optischen Richtungsorientierung künstliche Lichtquellen, die Sonne oder den Mond.

Eine distinkte Lichtquelle kann als Orientierungsmarke durch einen diffusen Lichtschein ersetzt werden.

Mit Hilfe einer Polarisationsfolie läßt sich nachweisen, daß sich die Ameisen sowohl nach der Schwingungsrichtung des blauen Himmelslichtes als auch nach der Schwingungsrichtung des Folienlichtes orientieren können.

Die Orientierung nach Landmarken, wie Häusern und Bäumen, spielt eine große Rolle und ist bei bewölktem Himmel wahrscheinlich die einzige optische Orientierungsmöglichkeit.

Werden Himmels- und Landmarken in Konkurrenz gesetzt, dann läuft die Ameise in einer Kompromißrichtung.

Ameisen reagieren in Neststimmung vorwiegend negativ und in Exkursionsstimmung vorwiegend positiv phototaktisch.

Es wird eine Methode angegeben, mit der durch Vergleich von Dreheregungen die Stärke der phototaktischen Drehreaktionen gemessen werden kann.

Bei gleich großer Ablenkung vom orientierten Lauf sind die geotaktischen und die phototaktischen Dreherregungen (Drehtendenzen) quantitativ gleich¹.

Die phototaktischen Dreherregungen (Drehtendenzen) sind helligkeitsunabhängig¹, ändern sich jedoch mit dem Einfallswinkel des Lichtes.

Aus den experimentellen Befunden wird geschlossen, daß sich am zentralnervösen Funktionsgefüge der negativen (positiven) Phototaxis mindestens drei nervöse Instanzen (Mechanismen) beteiligen: Das Integrationszentrum, das Lagezentrum und der Koordinationsmechanismus der Beinbewegung.

Wichtige Vorgänge beim Übergang von der positiven und negativen Phototaxis zur menotaktischen Hin- und Rückwegorientierung sind orientierungsfreie Suchschleifen und Lernprozesse, die zur Ermittlung der Luftlinienrichtung führen.

Diese Lernprozesse finden sowohl auf dem Hin- als auch auf dem Rückweg statt.

Die Ermittlung der Luftlinienrichtung geschieht über die Auswertung (Integration) der optischen Reizfolge, die kinästhetische Reizfolge ist dafür wahrscheinlich völlig bedeutungslos.

Mit Hilfe der „Kompensationstheorie“ werden eine Reihe von Reaktionen sich menotaktisch orientierender Ameisen kausal erklärt.

Die Ameise kann sich eine Laufrichtung in bezug auf eine Lichtquelle mindestens 5 Tage lang merken.

Die Ameise kann sich mit Hilfe von Landmarken an mindestens vier verschiedenen Plätzen im Gelände je eine bestimmte Laufrichtung merken.

Erinnerungsbilder von Himmels- und Landmarken werden im Gedächtnis der Ameisen unabhängig voneinander aufbewahrt, die Erinnerungsbilder der Himmelsmarken dagegen sind im Gedächtnis der Ameisen aneinandergekoppelt.

Die Ameisen haben die Fähigkeit, die Wanderung der Sonne bei der Richtungsorientierung mit einzuberechnen.

Literatur

ALVERDES, F.: Tierpsychologische Analyse der intrazentralen Vorgänge, welche bei dekapoden Krebsen die lokomotorischen Reaktionen auf Helligkeit und Dunkelheit bestimmen. *Z. wiss. Zool.* **137**, 403 (1930). — BALDUS, K.: Untersuchungen zur Analyse der Zwangsbewegungen der Insekten. *Z. vergl. Physiol.* **6**, 99 (1927). BAUERS, CH.: Der Fixierbereich des Insektenauges. *Z. vergl. Physiol.* **34**, 589 (1953). BAYLOR, R. E., and F. E. SMITH: The orientation of Cladocera to polarized light. *Amer. Naturalist* **87**, 97 (1953). — BRUKOW, G.: Photo-Geomenotaxis bei *Geotrupes silvaticus* Panz. und ihre zentralnervöse Koordination. *Z. vergl. Physiol.*

¹ Unter den in den Experimenten angegebenen Bedingungen.

36, 176 (1954). — BRUN, R.: Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im Allgemeinen. Jena 1914. — BRUNS, H.: Beobachtungen zum Verhalten der Roten Waldameise während des Nahrungserwerbes. Z. Tierpsychol. 11, 151 (1954). — BUDDENBROCK W., v.: Die Lichtkompaßbewegungen bei den Insekten, insbesondere den Schmetterlingsraupen. Heidelberg 1917. — Der Rhythmus der Schreitbewegung der Stabheuschrecke *Dixippus*. Biol. Zbl. 41, 41 (1921). — Die Untersuchungen über den Mechanismus der phototropen Bewegung. Wiss. Meeresunters., Abt. Helgoland 15 (1922). — Beiträge zur Lichtkompaßbewegung (Menotaxis) der Arthropoden. Z. vergl. Physiol. 15, 597 (1931). Vergleichende Physiologie. Bd. I: Sinnesphysiologie. Basel 1952. — Vergleichende Physiologie. Bd. II: Nervenphysiologie. Basel 1953. — BUDDENBROCK, W. v., u. E. SCHULZ: Beiträge zur Kenntnis der Lichtkompaßorientierungsbewegung und der Adaptation des Insektenauges. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 52, 513 (1933). — BUTTEL-REEPEN, H. v.: Leben und Wesen der Bienen. Braunschweig 1915. — CARTH, J. D.: The orientation of two allied species of british ant. I. Visual direction finding in *Acanthomyops* (*Lasius*) *niger*. Behaviour 3, 275 (1951). — CHAUVIN, R.: Physiologie de l'insecte. Paris 1949. — CLARK, L. B.: Some factors involved in the reactions of insects to changes in luminous intensity. Shock reactions in *Dineutis assimilis*. J. of Exper. Zool. 58, 31 (1931). — CORNWELL, P. B.: The functions of the ocelli of *Calliphora* (Diptera) and *Locusta* (Orthoptera). J. of Exper. Biol. 32, 217 (1955). — CROZIER, W. J., and E. WOLF: Dark adaptation in *Agriolimax*. J. Gen. Physiol. 12, 83 (1929). — DOLLEY, W. L.: Reactions to light in *Vanessa antiopa* with special reference to circus movements. J. of Exper. Zool. 20, 357 (1916). — DOLLEY, W. L., and J. L. WIERDA: Relative sensitivity to light of different parts of the compound eye in *Eristalis tenax*. J. of Exper. Zool. 53, 129 (1929). — FRAENKEL, G.: Über Photomenotaxis bei *Elysia viridis*. Z. vergl. Physiol. 6, 385 (1927). — FRISCH, K. v.: Die Sprache der Bienen und ihre Nutzenwendung in der Landwirtschaft. Experientia (Basel) 2, 397 (1946 a). Die Tänze der Bienen. Österr. zool. Z. 1, 1 (1946 b). — Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache. Naturwiss. 35, 12, 38 (1948). — Die Polarisation des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. Experientia (Basel) 5, 4 (1949). — Die Sonne als Kompaß im Leben der Bienen. Experientia (Basel) 6, 210 (1950). — Orientierungsvermögen und Sprache der Bienen. Naturwiss. 38, 105 (1951). — Die Richtungsorientierung der Bienen. Verh. dtsh. zool. Ges. 1952. — Die Fähigkeit der Bienen, die Sonne durch die Wolken wahrzunehmen. Bayer. Akad. Wiss., München 1954. — The „language“ and the orientation of the bees. Proc. Amer. Philosoph. Soc. 100, No 5, 515 (1956). — FRISCH, K. v., u. M. LINDAUER: Himmel und Erde in Konkurrenz bei der Orientierung der Bienen. Naturwiss. 41, 245 (1954). — Über die Fluggeschwindigkeit der Bienen und über ihre Richtungsweisung bei Seitenwind. Naturwiss. 42, 377 (1955). — GEBELEIN, H., u. H. HEITE: Statistische Urteilsbildung. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1950. — GOETSCH, W.: Vergleichende Biologie der Insektenstaaten. Leipzig 1953. — GRABENBERGER, W.: Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Ameisen und der Termiten. Z. vergl. Physiol. 20, 1 (1934). — HERTER, K.: Taxien und Tropismen der Tiere. Tab. biol. 4, 348 (1927). — Beiträge zur Zentrenfunktion zehnfüßiger Krebse. Z. vergl. Physiol. 17, 209 (1932). — HOLMES, S. I.: The reactions of *Ranatra* to light. J. Comp. Neur. a. Psychol. 15, 305 (1905). — HOLST, E. v.: Die Koordination der Bewegung bei den Arthropoden in Abhängigkeit von zentralen und peripheren Bedingungen. Biol. Rev. 10, 234 (1935). — Über den Lichttrückenreflex bei Fischen. Publ. Staz. zool. Napoli 15, 143 (1935). — HOLST, E. v., u. H. MITTELSTAEDT: Das Reafferenzprinzip. Naturwiss. 37, 464 (1950). — JORDAN, J.: Die Leistungen des Gehirnganglions bei den krebsartigen

Tieren. Pflügers Arch. **131**, 217 (1910). — Die Leistungen des Gehirns bei den krebbsartigen Tieren, besonders *Cancer pagurus*. Biol. Zbl. **30**, 310 (1910). — KALMUS, H.: Vorversuche über die Orientierung der Biene im Stock. Z. vergl. Physiol. **24**, 166 (1937). — KÜHN, A.: Versuche über die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichtes bei Krebsen. Verh. dtsh. zool. Ges. **24**, 262 (1914). — Die Orientierung der Tiere im Raum. Jena 1919. — Phototropismus und Phototaxis der Tiere. In Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 12, S. 17. 1929. — LAMMERT, A.: Über Pigmentwanderungen im Punktauge der Insekten, sowie über Licht- und Schwerkraftreaktionen von Schmetterlingsraupen. Z. vergl. Physiol. **3**, 225 (1926). — LINDAUER, M.: Dauertänze im Bienenstock und ihre Beziehung zur Sonnenbahn. Naturwiss. **41**, 506 (1954). — Über die Verständigung bei indischen Bienen. Z. vergl. Physiol. **38**, 521 (1956). — LORENZ, K.: Die Entwicklung der vergleichenden Verhaltensforschung in den letzten 12 Jahren. Verh. dtsh. zool. Ges. **1952**. — LUBBOCK, J.: Ameisen, Bienen und Wespen. Leipzig 1883. — LÜDTKE, H.: Die Funktion der waagrecht liegenden Augenteile des Rückenschwimmers und ihr ganzheitliches Verhalten nach Teillackierungen. Z. vergl. Physiol. **22**, 67 (1935). — Retinomotorik und Adaptationsvorgänge im Auge des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* L. Z. vergl. Physiol. **35**, 129 (1953). — LUDWIG, W.: Die Seitenstetigkeit niederer Tiere im Ein- und Zweilichterversuch. I. *Lymantria dispar* — Raupen. Z. wiss. Zool. **144**, 469 (1933). — II. Menotaxis als Ursache der Seitenstetigkeit. Z. wiss. Zool. **146**, 193 (1934). — MAST, S. O.: Behaviour of fireflies with special reference to the problem of orientation. Behaviour **2**, 256 (1912). — Photic orientation in insects with special reference to the dronefly, *Eristalis tenax*. J. of Exper. Zool. **38**, 109 (1923). — MEYER, A. E.: Über Helligkeitsreaktionen von *Lepisma saccharina* L. Z. wiss. Zool. **142**, 254 (1932). — MINNICH, D. F.: The photic reactions of the honey-bee *Apis mellifica* L. J. of Exper. Zool. **29**, 343 (1919). — MITTELSTAEDT, H.: Telotaxis und Optomotorik von *Eristalis* bei Augeninversion. Naturwiss. **36**, 90 (1949). — Der Beutefangmechanismus der Mantiden. Verh. dtsh. zool. Ges. **1952**, 102. — Regelung und Steuerung bei der Orientierung der Lebewesen. Regelungstechnik **2**, 226 (1954). — MÜLLER, E.: Experimentelle Untersuchungen an Bienen und Ameisen über die Funktionsweise der Stirnocellen. Z. vergl. Physiol. **14**, 226 (1931). — PAPI, F.: Orientamento astronomico in alcuni Carabidi. Atti Soc. Tosc. Sci. Natur. Memorie **62**, 83 (1955a). Ricerche sull'orientamento astronomico di *Arctosa perita* Latr. Pubbl. Staz. zool. Napoli **25**, 76 (1955b). — PARDI, L.: Über die Orientierung von *Tylos latreillii* (Isopoda terrestria). Z. Tierpsychol. **11**, 175 (1954). — Orientamento solare in un Tenebrionide alofilo: *Phaleria provincialis* Fauv. (Coleopt.). Boll. Ist. zool. Univ. Torino **5**, 1 (1955). — PARDI, L., e F. PAPI: Ricerche sull'orientamento di *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea, Amphipoda). I. L'orientamento durante il giorno in una popolazione del litorale Tirrenico. Z. vergl. Physiol. **35**, 459 (1953). — II. Sui fattori che regolano la variazione dell'angolo di orientamento nel corso del giorno. L'orientamento di notte. L'orientamento diurno di altre popolazioni. Z. vergl. Physiol. **35**, 490 (1953). — PRINGLE, I. W. S.: The motor mechanism of the insect leg. J. of Exper. Biol. **16**, 220 (1939). — The reflex mechanism of the insect leg. J. of Exper. Biol. **17**, 8 (1940). — REICHLE, F.: Untersuchungen über Frequenzrhythmen bei Ameisen. Z. vergl. Physiol. **30**, 227 (1943). — RICHARD, G.: Le phototropisme du termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* Fabr.) et ses bases sensorielles. Ann. des Sci. natur. Zool., Sér. XI **12**, 485 (1950). — SANTSCI, F.: Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. Rev. suisse Zool. **19**, 303 (1911). — Comment s'orient les fourmis. Rev. suisse Zool. **21**, 347 (1913a). — A propos de l'orientation virtuelle chez les fourmis. Bull. Soc. Histoire natur. Afrique N. Alger **1913b**, 1. — L'oeil composé considéré

comme organ de l'orientation chez la fourmi. *Rev. zool. africaine* **3**, 325 (1913 c). — L'orientation sidéral des fourmis et quelques consideration sur leur differentes possibilités d'orientation. *Mem. Soc. Vandoise Sci. Nat.* **1923**, 137. — SCHNEIRLA, T. C.: The process and mechanism of ant learning. The combination-problem and the successive presentation problem. *J. Comp. Psychol.* **17**, 303 (1934). — Orientation of insects in their life zones. In ROEDER, *Insect physiology*, S. 700. New York u. London 1953. — SCHÖNE, H.: Die Lichtorientierung der Larven von *Acilius* und *Dytiscus*. *Z. vergl. Physiol.* **33**, 63 (1951). — Die statische Gleichgewichtsorientierung dekapoder Crustaceen. *Verh. dtsch. zool. Ges.* **1951**, 157. — Statocystenfunktion und statische Lageorientierung bei dekapoden Krebsen. *Z. vergl. Physiol.* **36**, 241 (1954). — STITZ, H.: Ameisen oder Formicidae. In DAHL, *Die Tierwelt Deutschlands*. 1939. — TINBERGEN, N.: *Instinktlehre*. Berlin 1952. — URBAN, F.: Der Lauf der entflügelten Honigbiene (*Apis mellifica*) zum Licht und der Einfluß von Eingriffen an Rezeptoren, Zentralsnervensystem und Effektoren. *Z. wiss. Zool.* **140**, 291 (1932). — VOWLES, D. M.: The orientation of ants. I. The substitution of stimuli. *J. of Exper. Biol.* **31**, 341 (1954). — The orientation of ants. II. Orientation to light, gravity and polarized light. *J. of Exper. Biol.* **31**, 356 (1954). — Sensitivity of ants to polarized light. *Nature (Lond.)* **165**, 282 (1950). — WAGNER, W.: Psychobiologische Untersuchungen an Hummeln. *Zoologica (Stuttgart)* **46**, 41 (1907). — WASMANN, E.: Zum Orientierungsvermögen der Ameisen. *Allg. Z. Entomol.* **2**, 19 (1901). — WEIS, K.: Versuche mit Bienen und Wespen in farbigen Labyrinthen. *Z. Tierpsychol.* **10**, 29 (1953). — Der Lernvorgang bei einfachen Labyrinthdressuren von Bienen und Wespen. *Z. vergl. Physiol.* **36**, 9 (1954). — WELLINGTON, W. G.: Motor responses evoked by the dorsal ocelli of *Sarcophaga aldrichi* Parker and the orientation of the fly to plane polarized light. *Nature (Lond.)* **172**, 1173 (1953). — WEYRAUCH, W.: Untersuchungen und Gedanken zur Lichtorientierung von Arthropoden. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **47**, 291 (1930). — WIGGLESWORTH, V. B.: *The principles of insect physiology*. London 1950. — WILLRICH, U.: Beiträge zur Kenntnis der Lichtkompaßbewegung und des Farbensinnes der Insekten. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **49**, 157 (1931). — YAGI, N.: Phototropism of *Dixippus morosus*. *J. Gen. Physiol.* **11**, 297 (1927). — ZEISER, TH.: Die Aufhebung der Manegebewegung durch Photomenotaxis und negative Geotaxis beim Gelbrandschwimmkäfer *Dytiscus*. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* **53**, 501 (1934).

Dr. RUDOLF JANDER, München 2,
Zoolog. Institut der Universität, Luisenstr. 14

Lebenslauf

Am 4. Mai 1929 wurde ich, Rudolf Jander, in der Stadt Karlsruhe geboren. Meine Eltern sind der Volksschullehrer Julius Jander (1945 im Krieg gefallen) und seine Ehefrau Rosel Jander (geb. Ziesche). Geschwister habe ich vier, drei Schwestern und einen Bruder (alle jünger als ich).

Während meiner Schulzeit hatte unsere Familie ihren Wohnsitz in Heidelberg. Die Volksschule besuchte ich von 1936—1940, die darauf folgende Oberrealschule wurde 1950 mit dem Abitur beendet. Im gleichen Jahr begann ich an der Universität Heidelberg mit dem Studium der Fächer Zoologie, Botanik, Physik und Chemie. Ab 6.—8. Semester studierte ich in München und begann dann mit meiner wissenschaftlichen Arbeit unter Leitung von Herrn Prof. Dr. Dr. K. v. FRISCH.

RUDOLF JANDER

